(Aus dem Zoologischen Institut München)

Ovogenese, Eireifung und Befruchtung von Fasciola hepatica L.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät, Sektion II

der

Königl. Bayr. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

eingereicht am 7. November 1910

von

Adolf Schellenberg
aus Wiesbaden

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1911

Sonderabdruck aus dem »Archiv für Zellforschung«. Bd. VI. H. 3.

Die eigenartigen und interessanten Resultate, welche die bisher auf ihre Ovogenese untersuchten Trematoden lieferten sowie ein anscheinend günstig konserviertes Material, das mir zu Gebote stand, bestimmte mich, auf Veranlassung von Herrn Professor Dr. Goldschmidt, die Eientwicklung und Reifung bei *Fasciola hepatica* einer eingehenderen Bearbeitung zu unterwerfen.

Gern erfülle ich die angenehme Pflicht, an dieser Stelle Herrn Geh. Rat von Hertwig, in dessen Institut die Untersuchung ausgeführt wurde, sowie Herrn Professor Goldschmidt für das Interesse und die vielseitigen Unterstützungen, die sie meiner Arbeit angedeihen ließen, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Material.

Das Material wurde zu den verschiedensten Jahreszeiten im Schlachthause aus den noch lebendwarmen Schaflebern herauspräpariert und sofort an Ort und Stelle teils in toto, teils in Stücke zerschnitten, konserviert. Die zweckentsprechende Konservierungsflüssigkeit zu wählen, macht hierbei die größten Schwierigkeiten. Frühere Bearbeiter benutzten zum Fixieren Sublimatalkohol, zum Teil mit Essigsäurezusatz, doch sind meine mit dieser Flüssigkeit gemachten Erfahrungen nicht als besonders günstig anzusehen. Von den von mir angewandten Gemischen: 70%igem Alkohol, Pikrinessigsäure, Sublimat-Alkohol-Eisessig, Schaudinn, Perenyi, Bouin, Zenker, Hermann, Flemming, Carnoysche Flüssigkeit lieferte

für die Reifeteilungen nur die Carnoysche Mischung mit reichlichem Eisessigzusatz brauchbare Bilder, und auch hier war das Ergebnis ganz verschieden. Für die chromatischen Strukturen der frühen Reifungsprophasen der Ovocyte bewährte sich 70%iger Alkohol aufs beste, bei den Wachstumsstadien, besonders zum Vergleich, wurden außerdem die mit Bouin und Zenker konservierten Objekte herangezogen. Zur Kontrolle der Normalzahl der Chromosome widmete ich mein Augenmerk auch kurz den Furchungsteilungen. Zu diesem Zwecke wurden die Gallenblasen der Hämmel auf abgelegte Eier hin untersucht, diese dann gereinigt und etwa 20 Stunden in physiologischer Kochsalzlösung im Thermostaten bei 25° C gehalten. Dann wurde das Material in Hermannscher Lösung abgetötet und die stark geschwärzten Schnitte später vor dem Färben mit Wasserstoffsuperoxyd gut gebleicht.

Die Schnitte fertigte ich in einer Dicke von 10 μ an. Es hat dies den Vorteil, daß einesteils vollständige Serien trotz der hartschaligen Eier mit Sicherheit zu gewinnen sind, andernteils, daß die ausgewachsenen Ovocyten selten in mehr als zwei Teile zerlegt werden, so daß der Zusammenhang der chromatischen Strukturen leichter zu ermitteln ist.

Gefärbt wurde in der Hauptsache mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, zur Kontrolle aber auch zu andern Färbemethoden, so z. B. Alaunkarmin, von Doppelfärbungen: Hämatoxylin (Delafield)-Eosin und Pikroindigokarmin-Magenta gegriffen.

Literatur.

Nur kurz will ich hier zwei Arbeiten der letzten Jahre erwähnen, die sich speziell mit der Ovogenese von *Fasciola hepatica* befassen, die von Schubmann (05) und von Henneguy (06), da ich mich mit diesen beiden Untersuchungen eingehender im folgenden zu beschäftigen haben werde.

Im großen ganzen stimmen meine Ergebnisse und Anschauungen über die Ovogenese, da wo Differenzen zwischen den beiden Autoren bestehen, mit denen von Henneguy überein. Besonders Schubmann hatte seinen Abbildungen nach zu urteilen, sehr unter der Konservierungsschwierigkeit zu leiden, denn wenn auch Glaesner (10) in seiner Veröffentlichung über die Embryonalentwicklung von *Amphistomum subclavatum* schreibt, daß seine Eireifungsbilder, soweit sie vorliegen, denen Schubmanns zum Verwechseln ähnlich sehen, so glaube ich doch die Chromatinstrukturen der Reifungsteilungen, wie sie Schubmann gibt, unbedenklich als Produkte ungünstiger Konservierung charakterisieren

zu dürfen. Mit den leichter zu konservierenden Wachstumsstadien beschäftigt sich SCHUBMANN nur ganz kurz. Die HENNEGUYschen Ovocytenbilder zeigen eine wesentlich besser erhaltene Struktur, doch weisen die aufgefundenen Stadien solche Lücken im Entwicklungscyklus auf, daß es auch ihm, wie er selbst bemerkt, nicht gelang, ein einigermaßen vollständiges Bild von der Ovogenese dieses Trematoden zu geben.

Über den Bau der Geschlechtsorgane von *Fasciola hepatica* geben außer der HENNEGUYschen Arbeit vor allem die Untersuchungen von BRAUN (79—93), SOMMER (80) und LEUCKART (79—01) Aufschluß, auf sie möchte ich daher verweisen.

Ovogonien.

Bau, Teilung und Ernährung.

Die Ovarialwand wird gegen das Körperparenchym durch eine helle Tunica propria abgegrenzt. Diese ist auf der Innenseite mit Ovogonien und jungen Ovocyten austapeziert, deren Zellgrenzen nur schwer festzustellen sind. Die relativ großen Kerne der Urkeimzellen sind rund oder ellipsoid, aber niemals gelappt. Sie weisen ein achromatisches Gerüst auf, in das Chromatinkörnchen dicht eingestreut sind, außerdem ein oder mehrere chromatische Nucleolen (Fig. 1). Vor der Teilung ordnet sich das Chromatin zu dicken, kompakten Schleifen an, die der Kernwand eng anliegen. Später stellen sich die Chromatinschleifen in die Äquatorialplatte ein (Fig. 2 u. 3) und werden hier getrennt. Fig. 3 zeigt eine Anaphase der Ovogonienteilung. Die stark verkürzten Chromosome sind auseinandergewichen, ihre Gesamtzahl ist in diesem Stadium feststellbar, sie beträgt 24, die Normalzahl für *Fasciola hepatica* ist also 12. Die Richtigkeit dieser Zahl wird auch durch alle weiteren Stadien bestätigt. Die Teilungsspindel ist höchst einfach konstruiert: wenige starke Spindelfasern, einfache punktförmige Centriolen mit schwacher Strahlung. Bei der Durchschnürung der Mutterzelle liegt das gesamte Chromatin zu einem Klumpen geballt in den Tochterkernen. Der Übergang von der Anaphase zum neugebildeten Ovogonien- oder Ovocytenkern muß sehr rasch vor sich gehen, denn während die Pro- und Metaphase sich häufig in den Präparaten findet, traf ich das auf Fig. 4 abgebildete Stadium in den vielen Hunderten von Schnitten, die ich durchmusterte, nur ein einziges Mal an.

Sonderbarerweise konnte HENNEGUY die nicht gerade seltenen Mitosen der Ovogonien nicht auffinden, was mich zu der Vermutung bringt, daß möglicherweise eine gewisse Periodizität in der Entwicklung der Keimzellen herrscht.

Da keine scharf gesonderte Keimzone im Ovar vorhanden ist, so läßt sich nicht bestimmen, wie viele Teilungen die Ovogonien durchlaufen, bevor sie sich zu jungen Ovocyten umwandeln. Außer bei einem seiner Größe nach noch jungen Exemplar fand ich die Ovarialsäcke der Tiere stets vollständig von Ovocyten in verschiedenen Altersstadien angefüllt. Braun (79—93) schreibt zwar: »Wie es scheint, werden schließlich alle Elemente des Keimlagers aufgebraucht, so daß man solches bei älteren Individuen nicht immer findet,« mir sind jedoch solche Greise nie vorgekommen.

Ihre Nahrung beziehen die Ovogonien und jungen Ovocyten wohl größtenteils durch die Ovarialwand, mit der sie durch einen stielartigen Ausläufer ihres Zellleibs in Verbindung stehen. Schubmann beschreibt zwar und gibt auch Bilder davon, daß ein Teil der Eizellen degeneriert, zerfällt und ihre Zerfallsprodukte im Protoplasma der normalen Eizellen gefunden werden, also wohl zur Ernährung dienen, doch konnte ich in Übereinstimmung mit Henneguy diesen Vorgang nie beobachten. Degenerierte Eier finden sich in jedem Ovar in größerer oder geringerer Anzahl, aber im normalen Zustand niemals so häufig, daß sie als Nährmaterial für die Eizellen wesentlich in Betracht kommen könnten. Ich muß vielmehr annehmen, daß die Eizellen durch Säfte, die durch die Ovarialwand diffundieren, ernährt werden und werde hierin durch Bilder bestärkt, bei denen die Ovocyten, besonders aber die Furchen, die an den Berührungsflächen der Zellen untereinander entstehen, dick von Secret überzogen sind, das sich mit Eisenhämatoxylin dunkel färbt.

Dingler (10) beschreibt dann noch als vermutliche Nährkörper aus dem Hoden von *Dicrocoelium lanceatum* kleine, sich mit Eisenhämatoxylin tingierende Körner, die sich besonders an der Hodenwand finden sollen. Dieselben Gebilde zeigt auch *Fasciola hepatica* vor allem im Hoden, aber auch im Ovar, bei einem Exemplar sogar im ganzen Körperparenchym. Bei dem betreffenden Tier ist besonders das Ovar mit diesen Körnern vollgestopft, auch liegen starke Anhäufungen davon der Ovarialwand außen an, ja durchsetzen sie sogar, so daß ein kontinuierlicher Strom des Secrets, denn um ein solches handelt es sich hier wohl, aus dem Körpergewebe in das Ovarium übergeht. Mit dem Aussehen, das uns die älteren Ovocyten dieses Tieres zeigen, deckt sich nun sehr gut die Annahme, daß wir es hier mit einem Nährsecret zu tun haben. Während nämlich sonst die Ovocyten im unteren Abschnitt des Ovars und auch im Oviduct sich noch in der Ruhephase befinden, d. h. ihre Kerne nur ein schwach tingierbares Chromatinnetz aufweisen, sind hier bereits in den Ovocyten des distalen Ovarialabschnitts die zwölf Doppelfäden der

ersten Prophase ausgebildet, wie man sie sonst nur in beschalten Eiern findet. Ich bin daher nach diesen Befunden der Ansicht, daß die Keimzellen des Ovars durch von außen geliefertes Secret ernährt werden und nicht ihre Existenz auf den Zerfallsprodukten ihrer Schwesterzellen aufbauen.

Die einzigen Einschlüsse, die im Protoplasma aller Ovogonien und Ovocyten des Ovars liegen, sind feine, das Eisenhämatoxylin etwas annehmende Fäden, die das gesamte Plasma durchsetzen, aber in den ruhenden Ovocyten am stärksten ausgebildet erscheinen.

Ovocyten.

Wir verließen die Ovogonien nach erfolgter Teilung. Das nächste zu beobachtende Stadium ist ein feines Spirem, das an einem Pole des Kernes etwas fester zusammengezogen ist (Fig. 5 u. 6). Am besten geben diese frühe Phase der Synapsis die mit »Zenker« konservierten Präparate wieder. Sie zeigen ein achromatisches Fadenwerk, das mit verschieden großen Chromatinkörnchen besetzt ist, und außerdem dickere Chromatinklumpen. Die Figur ist wohl so zu erklären, daß die kompakte, chromatische Tochterplatte des aus der letzten Ovogonienteilung hervorgegangenen Kernes in einzelne Chromatinkörper zerfällt, diese sich allmählich auflösen, das Chromatin auf das achromatische Gerüst überströmt, worauf die fingerförmigen Fortsätze an den Chromatinbrocken hindeuten, und sich dort verteilt. Der Nucleolus bleibt dann schließlich als einziger scharf umschriebener Körper im Zellkern übrig. Ob auf diesem Stadium schon eine doppelte Seriierung der Fäden oder Chromiolen vor sich geht, läßt sich nicht ersehen. Zum Studium der älteren synaptischen Stadien benutzen wir besser mit 70%igem Alkohol konservierte Präparate (Fig. 7 u. 8). Hier tritt uns zum erstenmal die Duplizität des Chromatinfadens entgegen, in Nr. 7 an der weit herausragenden Schleife erst leicht angedeutet, in Nr. 8 bereits deutlich ausgebildet. Die starke Zusammenziehung des Knäuels, die diese Bilder aufweisen, ist zweifellos ein Konservierungsartefakt, denn bei andern Reagenzien zeigt sich diese extreme Kontraktion nicht.

Aber gerade durch diese künstliche Kontraktion werden die Bilder in bezug auf das hier besonders interessierende Moment prägnant, sie stellen die Duplizität des Spirems deutlich dar. Freilich so, daß es sowohl im Sinne der Anhänger wie der Gegner der Parallelkonjugation gedeutet werden kann. Fig. 8 spräche unbedingt mehr dafür, daß hier zwei Fäden umeinandergewunden wären, andernteils weist die Fig. 7 mehr auf eine Lossprengung durch die starke künstliche Kontraktion hin, auch läßt das

Aussehen des Spirems, das nirgends ein Ende zeigt, mit mehr Wahrscheinlichkeit auf einen kontinuierlichen Faden schließen, in welchem Fall eine parallele Anordnung schwer vorstellbar wäre. Die mit andern Konservierungsflüssigkeiten behandelten Objekte lassen in dieser Phase den Längsspalt noch vermissen. Ich fühle mich daher nicht berechtigt, allein auf Grund dieser von mir beobachteten Bilder eine Stellung zur Frage der Chromosomenkonjugation während des Knäuelstadiums zu nehmen.

In der Folge lockert sich dann der Knäuel allmählich auf (Fig. 9 u. 10): der Faden wird breiter, der Längsspalt deutlicher, eine Schleife nach der andern orientiert sich mit ihrer Biegung nach dem chromatinfreien Pol des Kernes, und wir kommen so zum pachytänen Bukettstadium. Hier zeigt sich der Längsspalt am ausgeprägtesten, die Schleifen lassen eine biseriale Anordnung der Chromiolen erkennen und weisen oft, besonders die längste, an ihrer Krümmungsstelle eine chromatinfreie Brücke auf: der Querspalt der Tetrade Goldschmidts und Popoffs.

Die Zahl der Schleifen zu Anfang des Bukettstadiums ließ sich nicht mit Bestimmtheit ermitteln, bei den meisten schien sie mir 7—9 zu betragen. 6 konnte ich einwandfrei nicht zählen. Sicher scheint mir, daß in einer bestimmten Phase die Zahl reduziert ist, also 6 Chromosome betragen muß. Die zum Teil verschieden langen Schleifen (Fig. 11 u. 12) spalten sich anscheinend sehr bald, nachdem sie sich aus dem Knäuel losgelöst haben, der Quere nach (Fig. 13) und stellen sich wiederum mit ihren freien Enden auf den synaptischen Kernpol ein, an dem auch der Nucleolus liegt. Wir erhalten so die Fig. 14 mit nahezu kompakten Fäden, deren Zahl hier etwa 12 beträgt und deren Enden dem Nucleolus zustreben. Nun suchen die Schleifen wieder frei zu werden, ihre Kontur wird unschärfer, sie zeigen seitlich kurze, fädige Ausläufer, verteilen sich allmählich im Kern, verblassen immer mehr und gehen schließlich in das Chromatinreticulum der Wachstumsovocyte über. Die Kerngröße der Ovocyte ist während der eben beschriebenen Phase von etwa 8 auf 11 μ Durchmesser hinaufgegangen.

Viele Anhänger der Parallelkonjugation, an ihrer Spitze das Ehepaar Schreiner, lassen die Synapsis ganz ausfallen und sich sofort aus dem leptotänen Kern ein dünnfädiges Bukettstadium mit Schleifen in der Normalzahl ausbilden, hierauf folgt dann durch Parallelkonjugation eine Figur mit dicken Fäden in der reduzierten Zahl. Für die Spermatocyten von *Dicrocoelium lanceatum* hat sich auch Dingler (10) dieser Anschauung angeschlossen, während Goldschmidt (08) für die Ovocyten die endweise Konjugation vertritt.

Für mein Objekt darf ich die Synapsis bestimmt behaupten, denn auch die bestkonservierten Präparate zeigen die charakteristische Kontraktion, ebenso tritt kein dünnfädiges Bukettstadium auf, die Schleifen besitzen von ihrer vollendeten Aufrollung ab bis zu ihrem Erblassen ungefähr dieselbe Stärke. Das Zahlenverhältnis ließ sich, wie schon erwähnt, nicht ganz einwandfrei und präzis festlegen. Am Ende des Bukettstadiums tauchen ungefähr zwölf Schleifen, also die Normalzahl auf, während vorher eine geringere Anzahl Schleifen im Kern vorhanden war. Ein Auseinanderweichen von Längshälften war während dieser Phase niemals zu beobachten, wohl aber häufig die den Querspalt markierende achromatische Brücke und eine Querteilung der Fäden. Nach diesen Befunden scheint mir daher eine endweise Konjugation der Chromosome in der Synapsis das Wahrscheinlichste. Merkwürdig bleibt nur, daß am Ende dieser Periode die Normalzahl wieder hergestellt wird (Fig. 14), nachdem vorher durch Konjugation der Chromosome die reduzierte Zahl vorlag. Es treten hier also genau die umgekehrten Zahlenverhältnisse wie bei den SCHREINERschen Objekten auf; erst Zahlenreduktion, dann wieder Normalzahl. Wir werden aber sehen, daß dies mit den späteren Bildern gut übereinstimmt.

Die Wachstumsphase.

Tritt die Ovocyte in die Wachstumsphase ein, so sind die Chromosomenfäden dünn geworden, bleiben aber stets noch gut mit Eisenhämatoxylin nachweisbar. In der Hauptmenge sind sie unregelmäßig durch den Kern verstreut, einzelne konvergieren aber immer noch nach dem Nucleolus und zeigen häufig eine paarweise Anordnung, was darauf schließen läßt, daß hier die beiden Längshälften des diplotänen Fadens sich gelockert haben und auseinander zu weichen beginnen. In älteren Ovocyten hört dann auch diese paarige Gruppierung auf, und der Kern wird in seiner ganzen Ausdehnung von einem feinen chromatischen Netzwerk durchzogen, das seinen Ursprung aus einzelnen Chromosomen nicht mehr erkennen läßt.

Hand in Hand mit dieser Verminderung der färbbaren Substanz des Kernes, geht ein bedeutendes Anwachsen des Nucleolus und das Auftreten von dunklen Kugeln im Cytoplasma.

Der Nucleolus, der in der Synapsis wieder auftauchte und seitdem stets sichtbar blieb, zeigt in der Wachstumsphase der Ovocyte eine stark chromatische Schale und eine hellere, häufig vacuolisierte, centrale Partie. Meist, besonders bei den jüngeren Stadien, liegt er der Kernmembran dicht an oder tritt durch einen oder mehrere pseudopodienartige Fort-

sätze mit der Kernmembran und somit wohl auch mit dem Cytoplasma in Verbindung (Fig. 17). Wenigstens möchte ich die gleichzeitig erscheinenden »Dotterkugeln« auf die Wechselwirkung und den Stoffaustausch zwischen Kern und Plasma zurückführen, wenn ich auch das Austreten von Chromidien aus dem Kern niemals beobachtet habe, weder zu der Zeit als das Chromatin in den verschiedensten Formationen markant im Kern hervortrat, während welcher Phase bei andern Objekten ja vielfach eine Chromatinausstoßung konstatiert wurde, noch später bei den Wachstumsovocyten. Trotzdem scheint mir der Zusammenhang zwischen Kerntätigkeit und Dotterbildung durch die Verkettung der Erscheinungsform sehr wahrscheinlich. Im übrigen ist in den Ovocyten von *Fasciola hepatica* das Plasmawachstum und die Dotterbildung so minimal, daß es begreiflich erscheint, daß hier die morphologischen Begleiterscheinungen weniger deutlich auftreten.

Schubmann bildet Ovocyten mit reichlichen, färbbaren Protoplasmaeinschlüssen ab. Er hält diese Einschlüsse für die Zerfallsprodukte degenerierter Eizellen, die von den normalen Ovocyten als Nahrung aufgenommen wurden, ein Vorgang, für den meine Bilder keine Grundlage bieten.

Henneguy spricht außer von »granulations, colorées en noir par l'hématoxyline ferrique, distribuées irregulièrement dans le cytoplasma et de taille inégale« noch von »bâtonnets flexueux«, die aus den im Cytoplasma liegenden Fibrillen hervorgehen sollen. Diese Trennung und Herausdifferenzierung bestimmter Fäden weisen meine Objekte nicht auf, dagegen die reiferen Ovocyten wohl häufig einen »espace clair ayant l'apparence d'une grande vacuole „wenn auch der Zusatz“ dans laquelle les filaments les plus colorables se sont réunis en formant une sorte de peloton« bei mir nicht zutrifft, denn bei meinen Figuren handelt es sich offenbar um schon stark fettig umgebildete Klumpen, die durch die Fixierungsreagenzien vollständig oder teilweise gelöst wurden und daher eine Vacuole im Plasma vortäuschen.

Die hier besprochenen »Dotterkugeln«, wie ich sie kurzweg ohne Präjudiz für ihre Synthese bezeichnet habe, erhalten sich bis zur Bildung des beschalten Eies. Dann, nachdem der Samenfaden eingedrungen ist, verschwinden auch sie.

Was die äußere Form der ausgewachsenen Ovocyten anbelangt, so besitzen sie im Gegensatz zu den jungen, die durch ihren Befestigungsstiel eine gestreckte birnförmige Gestalt erhalten, eine polyedrische Figur, hervorgerufen durch die gegenseitigen Berührungsflächen. Der etwa central gelegene Kern paßt sich ungefähr der Zellform an und hat demgemäß ein mehr oder weniger irreguläres Aussehen.

Bis zu diesem Stadium entwickeln sich auch die häufig in den Hodenfollikeln eingesprengten Eier: ein Kern mit Nucleolus und schwach ausgeprägtem, chromatischem Fadenwerk, das Cytoplasma mit einigen dunkel gefärbten Einschlüssen.

Die Reifeteilungen.

a) Prophase der I. Reifeteilung.

Die ausgewachsene Ovocyte wandert nun aus dem Ovar in den dünnen Anfangsteil des Uterus, hier kommt sie mit Samenfäden, Dotterzellen und Schalensubstanz zusammen, aus denen gemeinsam dann das beschalte Ei zusammengesetzt wird.

Über die Schalenbildung und die Bewertung der Dotterzellen hat sich erst Goldschmidt (09) vor kurzem genauer ausgesprochen, ich kann also diesen Teil übergehen.

Das Eindringen, beziehungsweise die Anheftung des Spermatozoons, erfolgt noch im freien Zustand der Eizelle, nicht erst nach Fertigstellung der Schale, wie von andrer Seite behauptet wurde.

Die Jugendperiode der Prophase werde ich nun nicht nach den Ovocyten in eben frisch gebildeten Schaleiern schildern, wie es ja eigentlich sein sollte, sondern nach dem schon erwähnten Präparat, bei dem die Eizellen, vermutlich durch abnorm reichliche Ernährung, schon im distalen Abschnitte des Ovars ihre Reifungsphase beginnen. Dieses Objekt, das durchaus normal in seiner Entwicklungsfolge des Chromatins erscheint, bietet zwei Vorteile: erstens liegen die Eier frei im Ovar und sind deshalb gut sichtbar, und zweitens sind sie aus demselben Grunde bei weitem besser fixiert als irgend eines der gleichen beschalten Stadien. In der Beschreibung werde ich diese Entwicklungszustände jedoch an ihren normalen Ort, d. h. in das beschalte Ei verlegen, betone aber nochmals, daß die frühen Prophasen in den beschalten Eiern genau dieselben Bilder liefern, nur bedeutend schlechter erhalten sind.

Verläßt also die jetzt kugelrunde Ovocyte den Oviduct, um sich mit den sogenannten Dotterzellen zum zusammengesetzten, beschalten Ei zu vereinigen, so ist das chromatische Netzwerk ihres Kernes kaum sichtbar, bald jedoch beginnen die einzelnen Chromatinfäden sich schärfer auszuprägen und sich paarweise zusammenzulegen. Die erst nur äußerst dünn auf ihrer achromatischen Grundlage ausgestreuten Chromiolen (Fig. 18) nehmen an Volumen bedeutend zu und überdecken schließlich die Gerüstsubstanz vollständig. Es entstehen kompakte Fäden mit leichten Auszackungen am Rande. Die Anordnung der Fäden erscheint

zunächst noch wirr (Fig. 19), bald jedoch gruppieren sich die zusammengehörigen Hälften der Länge nach annähernd parallel nebeneinander, winden sich auch häufig ein oder mehrere Male umeinander und bilden schließlich zwölf Paar Doppelchromosome, die regellos im Kern zerstreut sind, oft sich jedoch nahe der Peripherie einstellen (Fig. 20—21). Meist sind die Fädenpaare an ihren beiden Enden frei, und wir können sie dann, wenn wir die Richtigkeit der Chromosomen-Individualitätshypothese anerkennen, unschwer als die Spalthälften der zwölf Chromatinsegmente des Pachytänstadiums (Fig. 14) wiedererkennen, die sich zeitweise weiter voneinander entfernt hatten. Manchmal sind die Chromosomenhälften auch an beiden oder nur an einem Ende verklebt.

Das Chromatin der mehr oder weniger verschlungenen Fädenpaare konzentriert sich nun energischer, und es resultieren schließlich zwölf Chromosome, wie sie Fig. 22, 23 und 24 zur Darstellung bringen: gekreuzte Stäbe, Schleifen, Ringe, Achter, V-förmige Gebilde usw., die sich alle unschwer von den vorher aufgetretenen doppelfädigen Chromosomen ableiten lassen. Ein wesentlicher Formunterschied besteht nur in der starken Spreizung der Schenkel der Chromosome. Sie erwecken den Eindruck, als ob sie durch irgendwelche Kräfte auseinander gedrängt würden (s. v. a. Fig. 23b), ein Punkt, der uns später noch beschäftigen wird.

Der Kern ist mit einem klaren Enchylem ausgefüllt; der Nucleolus noch scharf konturiert und schwarz gefärbt.

Nachdem die Chromosome ihre stärkste Kontraktion erreicht haben, nähern sich ihre Schenkelpaare wieder. Die Chromosome werden metabolisch und zeigen einen Hang zum Verkleben, die Folge davon ist, daß sie zu einem oder mehreren Klumpen zusammenbacken. Selten stößt man während dieses Vorgangs auf die Zahl 6, wie in Fig. 26 gezeichnet, ein Stadium, das einer Pseudoreduktion entspricht. Im allgemeinen schwankt die Zahl der Chromatinballen zwischen 1 und etwa 9, je nachdem die Verschmelzung, beziehungsweise Verklumpung, weiter vorgeschritten ist.

Wenn die hier entworfenen Bilder (Fig. 25 u. 26) auch ganz irregulär erscheinen, so ist ihre Deutung doch wohl klar und sicher zu geben. Nach Aufhören der Spannung werden die Chromosome flüssiger und weicher und suchen zur paarweisen Vereinigung zu schreiten, was ihnen z. B. in dem in Fig. 26 abgebildeten Fall auch geglückt ist. Häufig treffen sich aber Chromosome nach oder auch vor ihrer Vereinigung mit andern Paaren und verkleben dann dank ihrer Neigung zur Agglutination oberflächlich mit einander; so kommen die unterschiedlichen Zahlen zustande.

Nur ein einziges chromatisches Gebilde (Fig. 25 *T*) gab eine Andeutung von dem normalen Bau der reduzierten Prophasenchromosome, es zeigt uns eine Tetrade: zwei end to end konjugierte längsgespaltene Stäbchen. Die in Fig. 26 dargestellten Chromosomenpaare lassen von ihrem Aufbau kaum mehr etwas erkennen, einzelne zeigen noch ihre Doppelwertigkeit, bei andern ist auch diese Differenzierung geschwunden, sie sind zu undifferenzierten Kugeln oder Klumpen geworden.

In der Folge löst sich die Kernmembran auf, der Nucleolus verblaßt und ist schließlich nicht mehr nachzuweisen, die Chromatinmasse tritt in das Plasma über, und aus ihr bilden sich die sechs Reifungschromosome.

Während Henneguy über die Prophasenchromosomen gar keine Angaben macht, finde ich hierüber bei Schubmann folgende Auffassung durch Abbildungen gestützt: »Wir sehen im Keimbläschen dunkle chromatophile Körnchen auftreten, die einzeln oder zu zweien oder zu mehreren von einem schwach färbbaren Hofe umgeben sind. Auch im Nucleolus sind noch einige solcher Chromatinkörnchen vorhanden, wie mir scheinen will, im Begriff den Nucleolus zu verlassen. Es stammen also die Chromatinkörnchen mit den umgebenden Plastinhöfen möglicherweise aus dem Nucleolus.« »Die Zahl der aus dem Nucleolus ausgetretenen, mit Hof versehenen Chromatinkörnchen, aus denen die Chromosome entstehen, fand ich verschieden. Meist habe ich 8 oder 16 zählen können, doch fand ich auch 9, 14 usw. Mit dem Wachsen der Chromatinkörnchen zu den Chromosomen der ersten Richtungsspindel verschwinden die Höfe.« Die hier gemachten Angaben und die zugehörigen Abbildungen laufen meinen Resultaten so vollständig entgegen, daß ich sie auf den ersten Blick schwer in Einklang bringen konnte. Die Zahlenverschiedenheiten betont zwar auch Schubmann, hierin stimmen wir überein. Die Plastinhöfe erhält man eventuell durch starkes Überdifferenzieren, sie bereiten also keine großen Schwierigkeiten, wenigstens erwecken Schubmanns Abbildungen ganz den Eindruck des Artefakts. Man vergleiche z. B. die Farbintensität der Centrosome und Chromosome in Fig. 21 und die auf einem ähnlichen Stadium befindlichen Gebilde in Fig. 24. Für das Anwachsen der Chromatinkörnchen zu den Richtungschromosomen, bilden seine Bilder keine Unterlage, denn was Schubmann als Richtungschromosome abbildet, sind vollständig verklumpte, formlose Chromatinmassen. Bleibt nur noch die Form und Entstehung der Chromatinkörner. Möglich, daß Schubmann in der Lage war, die Chromosome noch nach stärkerer Konzentration isoliert zu halten, möglich aber auch, daß die zu Körnern konzentrierten Chromosome Schrumpfungsprodukte dar-

stellen. Seine späteren Bilder lassen diese Annahme durchaus berechtigt erscheinen. Daß die Chromosome nicht in Körnerform aus dem Nucleolus austreten, sondern sich aus ihren Anlagen im ruhenden Kern entwickeln, glaube ich durch meine Abbildungen gezeigt zu haben. Selbstredend will ich dadurch nicht in Abrede stellen, daß ein Teil des Chromatins mittel- oder unmittelbar vom Nucleolus geliefert wird.

b) Die achromatischen Figuren.

Bevor ich in der Schilderung der Reifungschromosome fortfahre, muß ich mich erst noch kurz mit dem Auftreten des Centrosoms und der Strahlungen beschäftigen, da sie von wesentlicher Bedeutung für die folgenden Reifungsphasen sind.

Gleich Henneguy konnte ich das erste Erscheinen des Centrosoms bei Ovocyten nachweisen, die soeben im Begriff stehen, das Ovar zu verlassen und in den Oviduct überzutreten (Fig. 27). Das Centriol hat, da wo es deutlich erkennbar ist, stets die Form eines Diplosoms. Es liegt in der Nähe des leicht eingebuchteten Kernes, und ist von einer schwachen Strahlung umgeben. Nach dem Eindringen des Spermatozoons teilt es sich, wenigstens erscheinen nahe beieinander zwei Centrosome, die sich allmählich von einander entfernen (Fig. 28), indem sie um die Kernblase, ihr immer dicht anliegend, herumwandern und schließlich zu zwei einander gegenüberstehenden Polen gelangen, zwischen denen das Keimbläschen, von den Strahlungen der beiden Sphären umfaßt, vollständig intakt liegt (Fig. 29). Die Chromosomenausbildung ist während dieser Zeit bis in das Stadium, wie es Fig. 22—24 zeigen, fortgeschritten, d. h. die Phase der größten Chromosomenspreitzung fällt ungefähr mit dem Zeitpunkt des größten Centrosomenabstandes zusammen. Letzterer kann noch bestehen, wenn schon die Chromosome anfangen sich zusammenzuballen (Fig. 26) und miteinander zu verkleben, doch finden wir bei den Ovocyten mit reduzierter Chromosomenzahl die Centrosome meist stärker genähert. Diese Annäherung nimmt zu mit fortschreitender Verklumpung der Chromosome (Fig. 30—32). Ist gar der Moment gekommen, in dem die Kernmembran sich auflöst und die Chromosome ins Protoplasma übertreten, so liegen die Centrosome ganz nahe, meist unter einem bestimmten Winkel, beieinander (Fig. 32).

Es ist klar, daß eine Konstellation, wie sie Fig. 32 darstellt, zu einer einpoligen Strahlungsfigur führen muß, und in der Tat finden wir denn auch bei dem ersten Auftreten wohlausgebildeter Reifungschromosome einpolige Strahlungsfiguren vor, sei es, daß wirklich nur ein Diplosom vorhanden ist (Fig. 35,) sei es, daß die beiden Diplosome so nahe bei-

einander liegen, daß sie das Centrum für nur eine Strahlung abgeben (Fig. 33 u. 34).

Offenbar hat Schubmann ein derartig einpoliges Stadium in seiner Fig. 22 eventuell auch Fig. 21 festgehalten. Da er nur ein Diplosom fand, glaubte er eine verspätete Centrosomenteilung annehmen zu müssen, denn daß die Auflösung der Kernblase, das Verschwinden des Nucleolus, die Struktur der Chromosome nach den vorhergehenden Bildern einen Amphiaster erheischten, merkte Schubmann wohl, mußte sich aber zu seiner Erklärung entschließen, da ihm die Centrosomenbewegung entgangen war.

Er selbst sagt über diese Stadien: »Die Auflösung der Membran des Kernes erfolgt nicht immer zu einer gleichen bestimmten Zeit. Während wir in Fig. 23, 24 das Keimbläschen noch erhalten sehen, trotzdem das Centrosom sich schon geteilt und seine Tochtercentrosome schon die Pollage der künftigen ersten Richtungsspindel eingenommen haben, finden wir in Fig. 21 die Kernmembran bereits aufgelöst, zu einer Zeit, in der sich das Centrosom noch nicht geteilt hat. Das Auffallende dabei ist, daß im ersten Falle (Fig. 23 u. 24) weder Centrosome noch Chromosome ihre definitive Größe erreicht haben, während in den Fällen, wo die Kernmembran schon früh geschwunden ist, Centrosome und Chromosome ihre endgültige Größe bereits erlangten.« Schubmann kam also zur Beobachtung von Bildern, die sich, was die Strahlungsphänomene anlangt, vollständig mit meinen decken, nur daß er ihnen eine andre Deutung gab, da er ihre Entstehung nicht verfolgen konnte.

Doch schon das Wachstum des Centrosoms der Fig. 21 und 22, das es äußerlich ganz auf die gleiche Stufe stellt wie die abgebildeten Centrosome der späteren Perioden (Fig. 25—28), hätte Schubmann auf die Vermutung bringen müssen, daß hier in der Centrosomenentwicklung nicht eine Parallele zu Fig. 18—20 vorliegt, bei der nur die Chromosomenentwicklung fortgeschritten ist, das Centrosom aber in seinem ungeteilten Zustand verharrte, wie er annimmt, sondern um ein besonderes Centrosomenstadium. Die Schubmannschen Bilder Nr. 21 und 22 gehören also nach meiner Deutung zwischen Fig. 24 und 25. Welche Phase Fig. 28 und 29 darstellen, läßt sich nicht sagen, da nicht ersichtlich, ob es sich um angeschnittene oder intakte Eizellen handelt.

Henneguy erwähnt außer dem Vorhandensein des Centrosoms in den ausgewachsenen Ovarialeiern über diese Periode weiter nichts, als daß er nur ein einziges Mal eine Eizelle mit intakter Kernbalse und Spermatozoon gefunden habe, welche zwei Centrosome, jedes von einer Strahlung umgeben, aufwies.

I. Reifeteilung.

Der Erläuterung meiner Resultate möchte ich der Einfachheit halber die Daten von Henneguy und Schubmann, die sich auf die Chromatinbildungen der Reifeteilungen beziehen, vorausschicken, um so zu zeigen, daß wir in keinem prinzipiellen Widerspruch stehen.

Henneguy schreibt über diese Phase: «Les chromosomes sont disposés irrégulièrement vers la région équatoriale du fuseau, la plupart sont groupés vers le centre de l'ovocyte, mais très souvent, un ou deux sont excentriques.» «Je n'en ai jamais vu (von den gesamten Chromosomen, d. Verf.) plus de 6—8, ils sont presque toujours arrondis et de dimensions trés inégales. Malgré l'examen attentif d'un grand nombre de coupes je n'ai pu trouver des stades de division des chromosomes, de leur cheminement vers les poles et de la sortie du globule polaire. Je n'ai pas vu non plus d'ovocyte avec un seul globule polaire et avec le second fuseau de maturation.»

Schubmann sagt über die Reifungschromosome folgendes: »Eine Grundform der Chromosome konnte ich nicht feststellen, bald scheinen es kurze Stäbchen bald kugelige Körper, meist aber völlig unregelmäßige Chromatinstücke zu sein, die die Äquatorialplatte zusammensetzen. Auch die Zahl der Chromosome kann ich mit absoluter Genauigkeit nicht angeben (die Zahl bestimmte Schubmann erst in den Furchungsteilungen, d. Verf.), denn oft sind die Chromosome in der Äquatorialregion so dicht gelagert, daß man sie trotz sorgfältigster Behandlung nicht voneinander zu trennen vermag, oder die Gestalt und Größe ist eine so verschiedene, daß man die Teile nicht für gleichwertige Chromosome halten kann.«

Ich glaube, diese beiden kurzen Abrisse charakterisieren sehr gut einen Teil der Schwierigkeiten, welche die Reifeteilungen bieten. Als solche nenne ich das leichte Verkleben der Chromosome, das Schwanken in Zahl, Form und Größe, die Seltenheit gut deutbarer Äquatorial- und Tochterplatten, ihr Wandern zur Eiperipherie, die eigentümliche Gruppierung der Chromosome usw., ferner die zerstreute Lagerung der verschiedenen Reifungsstadien im Uterus, die dem Untersuchenden meist nicht erlaubt, aus der Position oder Umgebung der Eizellen Schlüsse auf ihre Entwicklungsphase zu ziehen.

Wir verließen die reife Ovocyte in einem Stadium, in dem sie einen Monaster und mehr oder weniger verklumpte Chromosome im Protoplasma aufwies. In der Folge lockert sich nun der aus verbackenen Chromosomen bestehende Klumpen auf, und wir finden dann sechs scharf umschriebene Chromosome frei im Protoplasma vor (Fig. 33—35). Es

tritt also in die erste Reifeteilung die reduzierte Chromosomenzahl ein.

Außer den eben beschriebenen Ovocyten findet man aber auch andre Eizellen, die zwölf Chromosome, d. h. die Normalzahl aufweisen und ebenfalls nur eine Strahlung besitzen, also ungefähr derselben Entwicklungsstufe angehören müssen. Die Chromosome sind bei ihnen mehr oder weniger regellos in der dem Monaster gegenüberliegenden Eihälfte verteilt (Fig. 46—48).

Bei beiden Reifungstypen fällt zunächst das gedrungene kompakte Aussehen der Chromosome ins Auge, ferner die Verschiedenheit ihrer Form. Bald stellen sie sich als ellipsoide rundliche Körper dar, ohne die geringste Andeutung eines Spaltes, bald sind sie an einem Ende eingekerbt, bald zeigen sie einen zweischenkligen Bau mit auseinanderweichenden Ästen, kurz ihre Form ist so verschieden wie möglich und läßt sich nur schwer unter einem Gesichtspunkt vereinigen.

Wir wollen nun zunächst nur die Reifeteilung der mit der reduzierten Chromosomenzahl ausgestatteten Ovocyten betrachten, und zwar möchte ich dabei der Übersichtlichkeit halber zwei Teilungsarten unterscheiden, erstens eine simultane und zweitens eine successive Teilung der Chromosome.

Den ersten Typus verkörpert in deutlicher Weise Fig. 36 und 37. Der schon vorhandene Monaster hat sich geteilt, und die beiden Tochterstrahlungen sind nach den entgegengesetzten Polen auseinander gerückt. Nachdem sie ihren größten Abstand erreicht haben, schicken sich die Chromosome gleichzeitig zur Teilung an, und es resultieren daraus in der Anaphase zwei Tochterplatten von je sechs Chromosomen, wie sie Fig. 44 und 45 gut zur Darstellung bringen. Wir beobachten also hier einen durchaus normalen Teilungsverlauf.

Den zweiten Typus zeigt vor allem Fig. 39, 40 usw. Noch während die beiden Centrosome auseinander rücken, aber ehe sie ihre Endstellung erreicht haben, teilen sich schon die einzelnen Chromosome. Wir finden so bei Fig. 39 sieben Chromosome, es hat sich hier also erst ein einziges von den sechs Chromosomen durchgeteilt und bei Fig. 41 zehn Chromosome, was darauf schließen läßt, daß sich bereits acht der konjugierten Chromosome wieder getrennt haben. In beiden Fällen ist der Diaster noch nicht zur vollen Ausbildung gelangt. Sowie nun die Endstellung der Centrosome erreicht ist, hat sich auch die Teilung aller Chromosome vollzogen, die hier also nacheinander während der Ausbildung des Diasters verläuft.

Diese successive Teilung erklärt zunächst die Verschiedenheit der Chromosomenzahlen in den Reifungsovocyten, die je nach Fortschritt der Trennung jede Höhe von 6—12 erreichen kann, dann auch die Seltenheit einer gut erkennbaren Metaphase, da hier die Grenzen zwischen Pro- und Anaphase sich verwischen, denn während die einen Chromosome schon auseinanderrücken, verharrt der andre Teil noch ungetrennt (Fig. 40 und 41). Die Teilungsfigur befindet sich also in bezug auf ihre Chromatinbestandteile zum Teil noch in einem Stadium der Metaphase, zum Teil schon in einem Stadium der Anaphase.

Die späte Anaphase stellt sich dann genau wie beim ersten Teilungsschema, der simultanen Trennung dar, d. h. die späten Anaphasen der beiden Teilungstypen sind nicht mehr zu unterscheiden.

Wir müssen uns nun noch mit der Trennungsart der konjugierten Chromosome in bezug auf ihren Bau beschäftigen. Die Formen, die uns hierbei zu Gesicht kommen, sind wie die Fig. 35, 36, 37, 39, 40, 42 u. a. beweisen, recht verschiedenartig.

Fig. 36b zeigt, daß die Chromosomschenkel an ihren Enden auseinander gezogen werden, und so das Chromosom seiner Form nach in zwei Längshälften zerlegt wird. Den gleichen Modus bringt das in Fig. 40 ganz rechts abgebildete Chromosom *a* deutlich zum Ausdruck.

Fig. 42 stellt dagegen in seinem links gelegenen Chromosom *T* einen andern Typus dar. Das ebenfalls zwei lange Schenkel aufweisende Chromosom klafft in der Mitte auseinander und wird wohl an dieser Stelle der Quere nach geteilt.

In Fig. 37b, wo ich die sechs sich eben teilenden Chromosomenpaare, eins (Nr. 6) ist noch ungeteilt, noch einmal separat nebeneinander zeichnete, finden sich nun die verschiedensten Tochterformen: gespaltene zweischenklige (1), kuglige mit Fortsätzen, an denen die »Zugfasern« der Spindel inserierten (2), keulenförmige, die mit ihrem spitzen Ende zusammenhängen (3) (man vergleiche hiermit das linke schon geteilte Chromosom *b* der Fig. 36, das genau die entgegengesetzten Verhältnisse zeigt), stäbchenförmige mit einer Verdickung in der Mitte (4) usw. Wir sehen hieraus, daß die Form dieser Reifungschromosome so verschieden wie möglich ist, und es schwierig sein wird, sie unter einem Gesichtspunkt zu vereinigen.

In den Anaphasen verklumpt dann das Richtungschromatin immer mehr miteinander (Fig. 44a u. 45b), während die Eichromosome isoliert bleiben und meist schon den neuen Trennungsspalt durch ihre zwei Schenkel anzeigen (Fig. 44b u. 45a).

Das Richtungschromatin bleibt häufig noch längere Zeit in der Ovocyte liegen. So kommt es, daß bei manchen Eizellen bereits die zweite Richtungsteilung einsetzt (Fig. 50 u. 51), ohne daß das Richtungschromatin aus der Eizelle ausgestoßen worden wäre.

Es bleiben nun noch die Reifeteilungen mit der Chromosomennormalzahl zu besprechen, die in Wirklichkeit zum Teil nur eine weitergehende Ausbildung des vorher aufgestellten Teilungsschemas bedeuten. Es handelt sich um die Bilder 46, 47 und 48. Die Strahlungsfigur ist noch ungeteilt, und trotzdem die Chromosome in der Normalzahl vorhanden. Ihre Formen decken sich mit denen in den vorher beschriebenen Reifungsmitosen. In Fig. 46 überwiegt besonders ein Formtypus, der in seinem Aussehen zum Teil stark an Tetraden erinnert, doch beruht der bei einigen Chromosomen vorgetäuschte Querspalt wohl nur auf einer Knickung, hervorgerufen durch das beginnende Klaffen der Stäbchenenden.

Die erste Reifeteilung erfolgt bei diesen Ovocyten mit der Normalzahl nach dem Primärtypus, d. h. es werden ganze, freie Chromosome ausgestoßen. Fig. 48 zeigt bereits vor Ausbildung der Reifespindel eine Gruppierung der Chromosome in zwei Partien: Fig. 48b die besser gegliederten und unverklebten Chromosome, zur II. Reifeteilung bestimmt, und Fig. 48a die Chromosome des I. Richtungskörpers, diese fangen schon an mit einander zu verschmelzen. Als Anaphasenbild für diesen Modus möchte ich Fig. 49 ansprechen. Die zwölf Chromosome, sehr verschieden an Größe, sind in zwei Reihen auseinander gewichen. Sie haben dabei in der Mehrzahl noch dieselbe Grundform aufzuweisen, wie sie uns auch bei den frühen Prophasenchromosomen vor der Pseudoreduktion (Fig. 22, 23) entgegentraten, nämlich einen Aufbau aus zwei gespreizten Schenkeln. Diese Schenkel werden in der II. Reifeteilung getrennt, finden sich in der eben besprochenen Figur aber auch bei den Richtungschromosomen gut ausgebildet, ein Zeichen, daß sie weniger durch den Teilungsapparat bedingt, als vielmehr auf ein Fortdauern der frühen Prophasenform zurückzuführen sind.

Der weitere Verlauf der I. Reifeteilung geht dann wie bei den andern Teilungsarten vor sich, d. h. das Richtungscentrosom verläßt mit der einen Hälfte der Chromosome das Ei zur Bildung des I. Richtungskörpers.

Da diese drei hier erörterten Teilungstypen im Uterus ganz durcheinander gewürfelt vorkommen, läßt sich natürlich, zumal die Anaphasen gleichartig verlaufen, meist nur schwer bestimmen, zu welchem Typus die einzelne Eizelle zu zählen ist. Daß aber bei den Ovocyten mit der Normalzahl in der I. Reifeteilung die Chromosome nicht durchgeteilt,

sondern die Hälfte davon ungeteilt ausgestoßen wird, dafür bürgt mir das vollständige Fehlen von Anaphasen, die zusammen mehr als zwölf Tochterchromosome aufweisen.

Die Centrosome der I. Reifeteilung bestehen ebenso wie bei der vorhergehenden Strahlung in der frühen Prophase aus zwei kugeligen Centriolen, die in einer hellen Zone, umgeben von der Sphäre, eingebettet liegen. Die ausgebildete Strahlung dehnt sich ungefähr auf die ganze eine Eihälfte aus, wie das bei den meisten Trematoden beschrieben wurde. Die Strahlenenden können sich im Äquator noch überkreuzen.

Eine deutliche Spindel ist selten zu finden, es hängt dies wohl mit der eigenartigen Teilungsfolge der Chromosome zusammen.

II. Reifeteilung.

Die Stadien der II. Reifeteilung finden sich nur selten, ein Beweis, daß dieselbe sehr rasch verläuft.

Noch während das I. Richtungschromatin in der Ovocyte verweilt, stellen sich die Chromosome in die Äquatorialplatte zur zweiten Richtungsteilung ein (Fig. 50 u. 51), hierbei erscheinen zum Teil dieselben zweischenkeligen Formen, die wir sowohl in der Prophase wie auch in der Anaphase der I. Reifeteilung bei verschiedenen Ovocyten, so vor allem bei Fig. 39, 40, 42, 44b und 45a beobachteten. Bei der Teilung werden die beiden Schenkel getrennt, wie uns die Chromosomenform der Fig. 52 und 53, die zwei II. Anaphasen darstellen, beweisen, denn hier, besonders deutlich in Fig. 52, besitzen die Eichromosome das Aussehen ungegliederter Chromatinstäbchen. Auch die beiden oberen in Fig. 50 abgebildeten zweiästigen Chromosome lassen auf die gleiche Teilungsweise schließen.

Fig. 51 leitet zu einer Chromosomenform über, wie sie Fig. 53b wiedergibt, es handelt sich bei Fig. 51 um eine II. Metaphase. Die Chromosome weichen insofern vom Schema ab, als sie genau wie Diaden aussehen. Sie müssen ihrer Form und ihrer Einstellung nach dem Querspalt gemäß getrennt werden, wobei wir dem Bild nach nicht bestimmen können, ob dieser Spalt nur in bezug auf ihre Form oder auch in bezug auf ihre Genese einen Querspalt bedeutet.

Auch bei der II. Reifeteilung bleibt das Richtungschromatin ungewöhnlich lang in der Eizelle liegen und verklumpt vollständig. In Fig. 52a läßt das Richtungschromatin seinen Aufbau aus Chromatinstäbchen noch gut erkennen. Es wird erst bei Beginn der Vorkernauflockerung ausgestoßen, wenigstens findet man zu dieser Zeit häufig die stark geschrumpften Richtungskörper neben der Zelle liegen.

Über die Spindel der zweiten Reifeteilung und das weitere Schicksal der Centrosome kann ich mich nicht genauer auslassen, da die gefundenen Stadien zu gering an Zahl sind.

Richtungskörper.

Schubmann erwähnt in seiner Arbeit die Seltenheit der Richtungskörper, dagegen muß ich bemerken, daß die geschrumpften Stadien, wie sie Schubmann und Henneguy abbilden, häufig in der Ein- oder Zweizahl anzutreffen sind. Eine Dreizahl, wie sie Schubmann ein einziges Mal gefunden haben will, konnte ich niemals konstatieren, halte sie auch bei der starken Verklumpung, der das Richtungschromatin bereits in der Eizelle unterworfen ist und dem raschen Zerfall der Richtungskörper für wenig wahrscheinlich.

Die frisch abgeschnürten Richtungskörper sind relativ groß (Fig. 56), was jedoch in Anbetracht der Chromatinmasse, die sie mitbekommen, nicht weiter erstaunlich ist. Ihre Größe beträgt etwa $^1/_8$ der Eimasse. Noch größere Richtungskörper erwähnt Francotte (97) bei Polycladen. Diese Richtungskörper ließen sich sogar befruchten.

Der Vorgang der Richtungskörperabschnürung ist der normale. Der Chromosomenhaufen wandert mit seinem Centrosom an die Eiperipherie, diese wölbt sich vor (Fig. 54), das Chromatin rückt nach in die Ausstülpung hinein, und nachdem diese sich abgeschnürt hat, ist der Richtungskörper fertig gestellt. Er enthält dann einen Chromatinballen, das Centrosom mit verkürzter Strahlung und eine protoplasmatische Schale.

Während der Richtungskörper sich von der Eizelle immer weiter entfernt und zwischen die Dotterzellen rückt, schwindet zunächst das Centrosom mit seiner Strahlung, darauf schrumpft Chromatin und Plasma allmählich ein, und der Körper zerfällt schließlich und verschwindet.

Leider fand ich niemals neugebildete, gut erhaltene Richtungskörper bei Ovocyten mit deutlich differenzierten, isolierten Eichromosomen, denn in den Fig. 54—56 sind überall die Eichromosome stark verklebt und gequollen. Die Form des Spermakerns, sowie das Fehlen eines zweiten Richtungskörpers spricht jedoch dafür, daß wir es hier mit der Abschnürung des I. Richtungskörpers zu tun haben.

Der II. Richtungskörper wird ungefähr an derselben Seite abgeschnürt, an der auch der I. ausgestoßen wurde, wie ich verschiedentlich beobachten konnte. Eine Drehung der Spindelachse findet also nicht statt, sondern die II. Reifungsspindel ist, falls überhaupt eine bestimmte Orientierung vorliegt, wie die I. gerichtet.

Spermakern.

An die aus dem Oviduct austretende hüllenlose Ovocyte legt sich eines der massenhaft im Uterusanfang befindlichen Spermatozoen an und dringt bald in das Ovoplasma ein. Im Bau und der Form gleichen diese Spermatozoen ganz denen, die Dingler (10) für das verwandte *Dicrocoelium lanceatum* beschrieb, nur daß ich die angegebene Knickung des Kopfteils bei *Fasciola hepatica* nicht beobachtet habe. Auch hier geht der Kopf kontinuierlich in den Schwanzteil über, ein Mittelstück oder etwa ein Centrosom ist nicht zu erkennen.

Während der Ausbildung der Prophasenchromosome bis zur Auflösung der Kernmembran hat sich das Spermatozoon bedeutend verändert, der Schwanzteil ist verschwunden und der Kopf zu einem dicken keulenförmigen Gebilde angeschwollen, wie es auch Goldschmidt (08) für *Dicrocoelium lanceatum* abbildet, nur daß bei meinem Objekt dieses nicht der Kernmembran dicht anliegt, sondern bis zum Vorkernstadium in der Nähe der Eiperipherie außerhalb der Spindel liegen bleibt.

Nach Auflösung der Eikernmembran rundet sich das Spermatozoon mehr und mehr ab und nimmt ellipsoide Gestalt an. Es erscheint zunächst ganz gleichmäßig kompakt, lockert sich aber gegen Ende der Reifeteilungen in mehrere Kugeln auf und zeigt dann Ausbuchtungen an seiner Peripherie (Fig. 44, 51, 52, 53 usw.). Die Zahl der Kugeln ist nicht festzustellen, da sie hierfür zu eng gelagert sind.

Wie Henneguy, so konnte auch ich Centrosome und Strahlungserscheinungen an dem Spermakern niemals wahrnehmen, dagegen will Schubmann centrosomenartige Kügelchen am Spermakern festgestellt haben. Goldschmidt konnte bei *Zoogonus mirus* ebenfalls die Abstammung der Furchungscentrosome vom Spermakern lange nicht nachweisen, bis es ihm schließlich bei seiner zweiten Untersuchung dieses Objekts (09) in einem einzigen Falle gelang, das Spermacentrosom zu entdecken. Ähnlich mag es bei *Fasciola hepatica* liegen. Jedenfalls zeigen meine Bilder, daß bei Ausbildung der Vorkerne deutlich zwei Centrosome von der alten Form der Reifungscentrosome vorhanden sind (Fig. 57 ist etwas überfärbt), ob aus dem restlichen Reifungscentrosom oder neu aus dem Spermakern entstanden, darüber geben meine Präparate keinen Aufschluß.

In den Furchungszellen ändert sich übrigens die Form der Centriolen. An Stelle der beiden Kügelchen erscheint ein Ring von geringer Farbintensität. Die alten Centriolen wachsen dabei stabförmig gekrümmt bis zur gegenseitigen Berührung aus und bilden so den Ring.

Vorkerne.

Sobald das II. Richtungschromatin sich isoliert hat, verklumpen die Eichromosome mit einander zu einem chromatischen Körper. Es bildet sich darauf eine Vacuole um den Chromatinklumpen, vermutlich durch Aufnahme von Flüssigkeit. Diese Vacuole ist durch eine deutliche Membran gegen das Eiplasma abgegrenzt. Allmählich zerfällt nun der Inhalt in Chromatinkugeln und -fäden, letztere stellen die Anlage der sechs Furchungschromosome des Eikerns dar (Fig. 57).

Den gleichen Verlauf nimmt die Weiterentwicklung des Spermakerns. Meist geht die Auflockerung der beiden Vorkerne nicht zur selben Zeit vor sich, d. h. der eine oder der andre Vorkern ist in seiner Entwicklung schon weiter fortgeschritten, doch besteht nach meinen Beobachtungen keine Regel darüber, welcher der beiden Vorkerne zuerst mit seiner Ausbildung beginnt, bald lockert sich der Ei-, bald der Spermakern als erster auf.

Die Furchungsteilungen untersuchte ich nur flüchtig und will daher nur bemerken, daß ich im Gegensatz zu Schubmann die Chromosomenzahl hier auf 12 beziffere, die ja auch ohnedies feststehende Normalzahl, während Schubmann zu der Zahl 8 gelangt.

Allgemeiner Teil.

Zwei Punkte sind es vor allem, die bei der Ovogenese von *Fasciola hepatica* unser Interesse erregen:

1. Das Zahlenverhältnis der Chromosome im Laufe der Entwicklung und

2. Das Auftreten und Wiederverschwinden einer Teilungsspindel in der frühen Prophase der I. Reifeteilung.

Rufen wir uns zunächst den Entwicklungsgang der Eichromosome, ihre Zahl und ihre Struktur während der verschiedenen Phasen ins Gedächtnis zurück!

Die Ovogonien weisen bei ihrer Teilung zwölf kurze, kompakte Chromosome auf, je zwölf Teilhälften gehen auf die Tochterzellen über. Die Tochterchromosome verkleben in der Telophase zu einem Chromatinballen. Die einzelnen Etappen der Auflösung dieses Chromatinklumpens in das feine Spirem der jungen Ovocyte konnten nicht verfolgt werden. Die jungen Ovocyten, die sich in ihrer Größe von den Ovogonien kaum unterscheiden, besitzen in ihrem Kern zunächst ein dünnes »Lininfadenwerk«, in das Chromatinkörnchen eingestreut sind. Dieses Fadenwerk

verdichtet sich an dem einen Kernpol stärker, während gleichzeitig an dem entgegengesetzten Pol ein chromatinfreier Raum entsteht. Das Chromatin verteilt sich gleichmäßig über das ganze Fadenwerk, so daß der Faden eine glatte Kontur erhält. Die Konzentration des Fadens am einen Pol nimmt zu und schließlich ragen nur einige wenige Chromatinschleifen in den freien Kernraum hervor. An diesen Schleifen ist zuerst eine deutliche Duplizität des Chromatinfadens wahrzunehmen. Freie Enden des Fadenknäuels ließen sich nicht erkennen. Die Stärke des Fadens nimmt in der Folge beträchtlich zu, und sein Aufbau aus zwei Längshälften wird deutlicher. Der Knäuel lockert sich nun auf, und in dem nachfolgenden Stadium finden wir wenige, zum Teil verschieden lange Chromosomenschleifen, alle mit ihren freien Enden nach dem synaptischen Pol gerichtet, das erste Bukettstadium. Die Zahl der Schleifen ist hier bedeutend geringer als 12. Einige zeigen eine achromatische Brücke, die jedoch keineswegs immer in der Mitte der Fadenlänge liegt. Die Schleifenenden lösen sich später von der Kernwand los, und in der nachfolgenden Phase finden wir im Kern anstatt der reduzierten Zahl etwa zwölf Chromatinfäden, welche die gleiche Dicke und den gleichen Bau wie die vorhergehenden Chromosomenschleifen zeigen, jedoch keine achromatischen Brücken erkennen lassen. Zunächst liegen sie noch unregelmäßig im Kern zerstreut, dann aber orientieren sie sich wiederum mit ihren Enden nach einem Pol. An diesem Kernpol liegt wie im ersten Bukettstadium der Nucleolus. Nun lösen sich die Chromosome zunächst mit einem ihrer Enden los, das in den freien Kernraum hinaustritt, während das andre Ende vorerst noch nach dem Nucleolus gerichtet bleibt. Die Schleifen werden blasser und dünner, man sieht nur noch wenige gut verfolgbare Chromatinstränge, von denen jedoch einige deutlich paarweise parallel gelagert sind. Schließlich gehen alle Schleifen im feinen Chromatinreticulum auf und sind somit im einzelnen nicht mehr zu unterscheiden. Erst nach Beendigung der Wachstumsperiode des Eies werden die Chromatinfäden wieder frei, sie verlieren ihren reticulären Zusammenhang und nehmen an Stärke langsam zu. Erst regellos in der Ovocyte zerstreut, treten sie in der Folge zu Paaren vereint auf und zwar finden sich in dieser Phase stets zwölf Paar Chromosomenfäden, jedes Paar aus zwei Fäden zusammengesetzt, die ihrer Länge nach miteinander verbunden sind, sich zum Teil umschlingen oder überkreuzen. In der Folge verkürzen sich die Fädenpaare, das Chromatin konzentriert sich, die Chromosome werden dicker. Nun beginnt eine Periode, in der sie zur Verklumpung neigen. Es ist dies die Phase, in der auch die Chromosomenkonjugation stattfinden muß. In einigen Ovocyten findet sich denn auch die reduzierte

Chromosomenzahl, oder Chromosome, die ihrem Aufbau nach auf eine vollzogene Konjugation schließen lassen, doch treten infolge der fortschreitenden Verklebung auch Ovocyten mit allen möglichen Chromosomenzwischenzahlen auf. Das Endresultat ist jedenfalls stets ein Verklumpen der vorhandenen Chromosome zu einem oder einigen wenigen Ballen. In diesem Stadium wird die Kernmembran aufgelöst, und der oder die Chromatinklumpen gelangen ins Plasma.

Hier entstehen aus ihnen die sechs Chromosome der I. Reifeteilung, die im Verlauf der Reifung zweimal durchgeteilt werden. Außer diesen Ovocyten mit sechs Chromosomen in der I. Prophase finden sich aber auch noch solche mit zwölf Chromosomen, also der Normalzahl. Die II. Reifeteilung weist stets nur sechs Chromosome auf.

Stellen wir nun, ehe wir zur Besprechung dieser Daten schreiten, zur besseren Übersicht nochmals die gefundenen Chromosomenzahlen zusammen:

Ovogonien = 12 Chromosome,
Synapsis = (kontinuierlicher) Faden,
I. Bukettstadium = Reduktion (7—9 Chromosome beobachtet),
II. Bukettstadium = 12 Chromosome,
Frühe I. Prophase = 12 Chromosome,
I. Reifeteilung Reduzierte Zahl = 6 Chromosome,
und Normalzahl = 12 Chromosome,
II. Reifeteilung = 6 Chromosome,
Furchungszellen = 12 Chromosome.

Wir sehen aus dieser Zusammenstellung, daß eine zweimalige Zahlenreduktion der Chromosome im Laufe der Entwicklung vor sich zu gehen scheint, das erste Mal nach der Synapsis, das zweite Mal in der Prophase der I. Reifeteilung.

Diese Ergebnisse stimmen mit der nun vollständig vorliegenden kritischen Untersuchung der Reifeteilungen durch Grégoire (05 u. 10), in der er alle ihm zugänglichen Darstellungen von Ovo- und Spermatogenesen auf den heterohomöotypischen Teilungsmodus zurückzuführen sucht, in vielen Punkten nicht überein. Ich will daher versuchen, im folgenden klarzulegen, wo meine Resultate im prinzipiellen Gegensatz zu den Grégoireschen Anschauungen stehen und wo eine Übereinstimmung gegeben ist.

Über die Bedeutung und das Zustandekommen der ersten Reduktion herrschen noch immer verschiedene Meinungen unter den Anhängern der

Chromatinvererbungshypothese: parallele oder endweise Konjugation, oder um mich eines Ausdrucks Häckers zu bedienen, Parasyndese oder Metasyndese, das ist einer der strittigsten Punkte in der Chromosomenentwicklung.

Wie ich schon in dem speziellen Teil anführte, sprechen meine Bilder nicht für parallele, sondern für endweise Konjugation. Nach der Synapsis tritt sofort ohne ein dünnfädiges normalzahliges Stadium das Chromosomenbukett mit der reduzierten Zahl einfach längsgespaltener Schleifen auf, die manchmal eine achromatische Brücke aufweisen. Der Längsspalt, der bis zum Verblassen der Chromosome zum wenigsten durch die biseriale Anordnung der Chromiolen kontinuierlich angedeutet bleibt, erscheint zuerst in der Synapsis. Der Chromatinfaden ist aber bei dem ersten Anzeichen seiner Duplizität noch so dünn, daß man die Grégoiresche Behauptung, er nehme bei Auftreten des Längsspaltes die doppelte Stärke an, d. h. jede Hälfte entspreche in ihrer Dicke dem ursprünglichen einfachen Faden, weder bestätigen noch entkräften kann. Da wo die Längshälften etwas auseinanderweichen, erscheint der Doppelfaden freilich beträchtlich breiter als der vorhergehende einfache Faden, aber die Dicke der einzelnen Hälften ist zu gering, um ein sicheres Urteil zu erlauben, ob es sich hier um einen längsgeteilten oder zwei parallelkonjugierte ungeteilte Fäden handelt. Dagegen muß ich mich, meinen Bildern nach, der von Meves verfochtenen Ansicht anschließen, daß eine paarweise parallele Anordnung der Fäden während des Knäuelstadiums hier kaum vorstellbar ist, zumal ich während der Synapsis keine Enden der Chromosomenfäden entdecken konnte, es sich dem Aussehen nach also hier eher um einen Chromatinfaden als um zwölf freie Chromosomenschleifen handelt.

Gegen eine parallele Konjugation spricht aber auch vor allem die Wiederherstellung der Normalzahl durch Querteilung der Chromosomenschleifen in dem späteren Pachytänstadium. Wie ich schon erwähnte, gelang es mir nicht, die reduzierte Zahl, nämlich sechs Schleifen, im Pachytänstadium ganz exakt nachzuweisen. Meist erblickt man, wie auch in Fig. 11 und 12, an dem synaptischen Pol noch das eine oder andre kleine Schleifenstück, das sich nicht mit Sicherheit unterbringen läßt. Trotzdem halte ich mich für berechtigt, aus diesen Bildern auf eine Reduktion zu schließen, wenn ich auch Pachytänphasen mit der genauen reduzierten Chromosomenzahl nicht sicher auffinden konnte, sondern nur Zahlen, die ganz nahe an der Zahl 6 lagen. Freie bis zur Kernmembran verfolgbare Schleifen dieses Stadiums, wie in Fig. 12, sieht man überhaupt nur sehr selten, was dem Unstamde zuzuschreiben sein dürfte, daß die

chromatischen Elemente der frühen Pachytänstadien meist in noch stark eingeknäueltem Zustand auftauchen und sich, sobald die einzelnen Schleifen im Bukett orientiert sind, sehr schnell querteilen.

Fig. 10 gibt ein derartiges frühes Pachytänstadium wieder, bei dem die Schleifen noch nicht vollständig ausgebreitet sind, und daher ihre definitive Zahl natürlich noch nicht feststellbar ist. Das II. Pachytänstadium mit seinen zwölf Schleifen erhält sich dagegen verhältnismäßig lang und ist leicht aufzufinden.

Wir sehen also, daß sowohl das Zahlenverhältnis, wie auch die morphologischen Befunde es wahrscheinlich machen, daß die in der Pachytänphase auftretende Pseudoreduktion durch endweise Konjugation, beziehungsweise durch unterbliebene Segmentierung des Spiremfadens entstanden ist.

Als Ursache für die eben besprochene Veränderung der Chromosome in Zahl und Form dürfen wir den Hertwigschen Anschauungen gemäß einen Teilungsversuch der Eizelle, der nicht zum Abschluß gelangte, ansehen. Es fielen demnach in diese Phase zwei unterdrückte Teilungen der Ovocyte, wie es Popoff (07) für die Ovogenese von *Paludina* ebenfalls annahm, einmal in der Synapsis mit Auftreten des Längsspaltes und das zweite Mal nach dem pseudoreduktionellen Bukettstadium durch Querteilung der Schleifen. Das auf den Teilungsversuch folgende Stadium wird jedesmal durch eine bukettartige Anordnung der Chromosomenschleifen angedeutet. Man hat diese Schleifenorientierung mit dem Erscheinen eines Centrosoms an dem synaptischen Pol in Verbindung gebracht, meine Bilder liefern hierfür keine Belege, sind freilich auch durch ihre Kleinheit ungünstig für derartig feine Details.

Das strepsitäne Stadium, bei dem die beiden Längshälften der Chromosome sich streckenweise voneinander lösen und ihr Zusammenhang nur an einigen Stellen gewahrt bleibt, kommt bei *Fasciola hepatica* nicht besonders typisch zur Ausbildung, womit ich seine Existenz jedoch keineswegs leugnen will. Ich möchte vielmehr annehmen, daß die Chromosome schon vor Lockerung der Längshälften sich durch Chromatinabgabe stark verschmälern und sehr abblassen und daher der Vorgang des Auseinanderweichens schwer zu verfolgen ist. Fig. 16 zeigt einige derartige Strepsitänschleifen, die kurz vor ihrem Aufgehen im Kernreticulum stehen.

Im Wachstumsstadium der Ovocyte, d. h. in der Phase, während welcher offenbar ein starker wechselseitiger Austausch von Substanzen und komplizierte chemische Prozesse im Kern und Plasma vor sich gehen, verlieren die Chromosome ihre starke Färbbarkeit und sind als einzelne selbständige Elemente nicht mehr nachzuweisen. Sie haben sich zu

einem Chromatinreticulum angeordnet und wohl auch einen Teil ihres Chromatins an den Nucleolus abgegeben.

Hat dann aber die ausgewachsene Ovocyte den Oviduct verlassen, so gewinnen die einzelnen Chromosome oder richtiger die einzelnen Längshälften wieder ihre Selbständigkeit. Die durch das Reticulum bedingten Zusammenhänge verschwinden und die Fäden liegen frei zerstreut im Kern. Ihre Zahl ist in dieser Phase nicht genau zu ermitteln, beträgt aber sicher bedeutend mehr als zwölf. In Fig. 18 und 19 scheint die Anordnung der Spalthälften regellos und verworren, so daß man dem Aussehen nach nicht ohne weiteres auf eine bestimmte Zusammengehörigkeit der Chromosomenhälften schließen kann, wenigstens nicht bei denjenigen Fäden, welche die gleiche Länge besitzen. Es wäre also wohl möglich, daß hier Hälften verschiedener Chromosomenschleifen vielleicht väterlicher und mütterlicher Abstammung zur Vereinigung kämen und demgemäß die neu gebildeten Prophasenchromosome nicht unbedingt den Chromatinschleifen des späten Pachytänstadiums ihrem Aufbau nach entsprechen müßten, sondern hier ein Austausch von Chromosomenhälften stattfände.

Die Bildung der frühen Prophasenchromosome geht anscheinend stets durch lockeres Aneinanderlegen der beiden Chromosomenhälften vor sich, doch bleibt im weiteren Verlauf diese Anordnung oft nicht erhalten. Manche Hälften winden sich mehrmals umeinander, andre legen sich kreuzweise übereinander und wieder andre verkleben mit einem oder beiden Enden miteinander und täuschen so eine Achterfigur oder eine einfache Schleife vor.

Diese Gebilde entsprechen ihrer Form nach durchaus den bivalenten Chromosomen Grégoires, besitzen aber einen ganz andern Wert, wie es ihre Genese klar zum Ausdruck bringt. Während nach der Grégoireschen Auffassung die beiden Chromosomenäste von zwei ganzen parasyndetischen Chromosomen gebildet werden, diese also in der reduzierten Zahl erscheinen müssen, handelt es sich hier um die beiden Längshälften eines univalenten Chromosoms. Die Chromosome der frühen Prophase erscheinen hier also in der Normalzahl, ihre Äste stellen die Längshälften der Chromosome dar. Dies bildet einen grundlegenden Unterschied gegenüber der Grégoireschen Deutung der Prophasenchromosome.

Haben die Chromosome eine bestimmte Konzentration erlangt, so verlieren sie ihre starre, straffe Form, sie werden flüssiger und beginnen zu verklumpen. Während dieser Zeit geht auch die Konjugation der Chromosome vor sich, und zwar gehen diese beiden Vorgänge so vollständig Hand in Hand, daß man meist nicht mit Gewißheit sagen kann,

ob man es in einem bestimmten Fall mit konjugierten oder nur verklebten Chromosomen zu tun hat, zumal die Form der Chromatinkörper oft keinerlei Anhalt gewährt. Aus dieser Phase können wir daher auch nicht herauslesen, ob eine Konjugation stets eintritt, oder ob sie auch ausbleiben kann, ein Punkt, auf den wir später bei Besprechung der I. Reifeteilungen noch zurückkommen müssen. Alle Ovocyten von *Fasciola hepatica* durchlaufen kurz vor Auflösung der Kernmembran dieses Stadium, während welchem die Chromosome zu einem oder mehreren formlosen Klumpen verbacken. Die Chromosomengrenzen werden mehr oder weniger undeutlich und nur die Zahl und zum Teil die Form der später aus diesen Klumpen hervorgehenden Reifungschromosome berechtigt uns zu dem Schluß, daß wir es hier mit denselben Chromosomen wie vor der Verklumpung zu tun haben, die nur inzwischen einen andern Konsistenzzustand durchlaufen und eine paarweise Konjugation durchgemacht haben.

Was nun den Aufbau der konjugierten Chromosome anbetrifft, so gelang es mir nur einmal, eine Tetrade zu Gesicht zu bekommen (Fig. 25 *T*). Sie ist der Norm gemäß gebaut, die beiden längsgespaltenen Chromosome endweis konjugiert. Also auch hier, wie zu erwarten stand, ein prinzipieller Unterschied zu den Grégoireschen Anschauungen. Keine »Kreuztetrade«, wie er sie einzig und allein gelten läßt, dazu hätte zum wenigsten ja schon die Reduktion im Pachytänstadium vor sich gehen und erhalten bleiben müssen, sondern die von ihm geleugnete »Stäbchentetrade« durch Metasyndese zweier längsgespaltener Chromosome gebildet.

Wie ich schon ausführte, treten in die I. Reifeteilung sowohl sechs als zwölf Chromosome ein. Wir finden also Ovocyten auf dem Monasterstadium mit der reduzierten und auch der normalen Chromosomenzahl.

Zwei Annahmen, die man vielleicht über die Bedeutung dieser Zahlenunterschiede machen könnte, will ich vorweg kurz abtun. Erstens die Vermutung: es handle sich hier etwa um univalente und bivalente Rassen wie bei *Ascaris megalocephala*; sie ist hinfällig, denn einpolige Reifungsovocyten sowohl mit sechs wie auch mit zwölf Chromosomen finden sich im Uterus ein und desselben Tieres. Die zweite Annahme, wir hätten es hier mit durch die Chromatinmasse männlich oder weiblich prädestinierten Eiern zu tun, widerlegt sich durch den Hermaphroditismus von *Fasciola hepatica* von selbst.

Die reduzierte Chromosomenzahl in der I. Reifeteilung bedarf keiner weiteren Erklärung. Wir fanden vor Auflösung der Kernmembran schon Ovocyten mit der reduzierten Zahl, also mit konjugierten Chromosomen (Fig. 26), die dann während der nachfolgenden Chromatinverklumpung

als einzelne selbständige Gebilde nicht mehr nachzuweisen sind. Da sie jedoch in derselben Zahl wie vor der Verklumpung später nach der Kernmembranauflösung wieder auftreten, so dürfen wir wohl annehmen, daß sie ihre Individualität auch in der Phase der Verklebung bewahrt haben.

Die Variabilität der Chromosomenzahl im Verlauf der I. Reifeteilung ist bereits vorher eingehender besprochen worden. In der verschiedenen und geringen Intensität der Konjugation glaube ich eine Erklärungsmöglichkeit für die verschieden frühe Teilung der Chromosome und somit für die Verschiedenheit der auftretenden Zahlen gegeben zu haben. Ja ich glaube im Hinblick auf das Vorkommen normalzahliger I. Prophasen es als wahrscheinlich ansehen zu dürfen, daß die Zwischenzahlen nicht nur durch vorzeitige Trennung locker konjugierter Chromosome bedingt sind, sondern möglicherweise auch dadurch, daß sich einige der Chromosome überhaupt keiner Konjugation unterwerfen.

Wie steht es nun mit den Ovocyten, welche schon in der I. Prophase die Chromosome in der Normalzahl besitzen? Hier sind drei Möglichkeiten gegeben:

1. Eine Konjugation der Chromosome hat noch nicht stattgefunden, sie geht erst in der Metaphase der I. Reifeteilung vor sich.

2. Eine Konjugation hat stattgefunden, die Chromosomen haben sich aber bereits wieder getrennt. Wir haben es der chromatischen Figur nach also nicht mit einer Prophase, sondern mit einer Anaphase zu tun.

3. Eine Konjugation hat nicht stattgefunden und findet auch in der Folge nicht statt.

Punkt 1 entspräche dem Typus, wie ihn Korschelt (95) für *Ophryotrocha puerilis* und Öttinger (09) für *Pachyiulus varius* beschrieben hat. Die Angaben Korschelts sind übrigens durch neue Untersuchungen von Grégoire und Deton (06) bestritten worden.

Daß die Reduktion bei *Fasciola hepatica* sich nicht in der Metaphase vollzieht, beweist vor allem Fig. 26, bei der die Reduktion schon vor Auflösung der Kernmembran stattfand; weiter die späteren Stadien (Fig. 33 u. 34) mit aufgelöster Kernmembran und ebenfalls reduzierter Chromosomenzahl, ohne Einordnung der Chromosome in eine Äquatorialplatte, so daß hier noch keine Metaphase vorliegt. Im Gegenteil, die Chromosome sind unregelmäßig im Ei gelagert und zur Ausbildung eines Diasters ist es noch nicht gekommen. Ferner widerstreitet auch die ganz verschiedene Größe und Form der meisten Chromosome in Fig. 47 einer derartigen Annahme. Den *Ophryotrocha*-Typus der I. Reifeteilung müssen wir daher für unser Objekt zurückweisen.

Punkt 2 halte ich für wenig wahrscheinlich, möchte vielmehr annehmen, daß, wenn der Konjugationstrieb in der Ovocyte so heftig war, daß alle Chromosome zuzweit konjugierten, ihre Trennung entweder durch den simultanen oder successiven Teilungsmodus, wie ich sie vorher bezeichnete, vollzogen wird.

Dagegen spricht viel für Punkt 3. Obgleich erst ein Monaster in der Ovocyte vorhanden ist, findet man doch schon die Chromosome in der Normalzahl. Form und Größe untereinander ist meist sehr verschieden, was eine vorangegangene Konjugation recht unwahrscheinlich macht. Der Bau der Chromosome gleicht in vielen Fällen dem der normalzahligen Chromosome in der frühen I. Prophase (Fig. 22—24).

Es scheint somit der Schluß berechtigt, daß in den Reifungseiern mit der Chromosomennormalzahl diese Chromosome während ihrer letzten Ausbildung keine Pseudoreduktion durchgemacht haben. Ausnahmen mögen mitunter vorkommen, dann wird jedoch die Verbindung so locker sein, daß sie vor Beginn der Diasterbildung bereits wieder gelöst wird. Ein solcher Fall liegt möglicherweise in Fig. 47 bei den Chromosomen a_1, a_2 und b_2, b_1 vor.

Alle die beschriebenen Typen der I. Reifeteilung (vollständig normal durchgeführte Konjugation, lockere Konjugation mit verfrühter Teilung, vollständig unterbliebene Konjugation) gehen aber derart ineinander über, daß keine festen Grenzen zwischen den einzelnen Teilungsarten errichtet werden können. Das ganze Phänomen basiert offenbar auf der geringen Intensität der Chromosomenkonjugation. Die Konjugation ist anscheinend noch nicht zum allgemeinen, festen Besitz dieser Species geworden, d. h. es herrscht hier noch ein primitiver Entwicklungszustand, denn bei allen daraufhin untersuchten Metazoen, vielleicht mit einer einzigen Ausnahme, ließ sich bisher eine Pseudoreduktion vor oder während der I. Reifeteilung nachweisen.

Das hier geschilderte Verhalten der Chromosome hat starke Anklänge an einen Reifeteilungsmodus, der von Goldschmidt (05) für *Zoogonus mirus* aufgestellt wurde, und den er als Primärtypus bezeichnete. Bei *Zoogonus mirus* treten nach Goldschmidt in die I. Reifeteilung zehn Chromosome, d. h. die Normalzahl ein, ohne daß diese in der Prophase eine Konjugation durchgemacht hätten. In der I. Reifeteilung werden sie dann, freilich anders als bei *Fasciola hepatica*, der Länge nach geteilt und erst durch die II. Reifeteilung erfolgt die Ausstoßung von fünf der zehn Chromosome und somit die Zahlenreduktion. Bei Goldschmidt handelt es sich also um eine Postreduktion, während bei mir eine Präreduktion vorliegt. Neuerdings werden übrigens auch diese Be-

funde von Grégoire (09) angefochten, der an Goldschmidts Präparaten in der I. Reifeteilung die reduzierte Zahl der Chromosome vorfand und damit die Reifeteilungen des *Zoogonus mirus* dem heterohomöotypischen Teilungsschema angliedert.

An einer zweiten Stelle wurde dann noch ein Primärtypus beschrieben und zwar zuerst von Prandtl (06) bei den Konjugationsteilungen von *Didinium nasutum*; auch hier bedingt erst die zweite Kernteilung die Zahlenreduktion. Spätere Untersuchungen von Popoff (08) über die Gametenbildung bei *Carchesium polypinum* und von Enriques (07) über die Konjugation bei *Opercularia coarctata* usw. wiesen auch hier das Vorhandensein des Primärtypus nach, so daß es den Anschein erweckt, als ob in der Tat bei den Reifeteilungen der Ciliaten eine Pseudoreduktion noch nicht vorkomme, sondern daß sie die Zahlenkonstanz der Chromosome durch Primärreduktion erhalten[1]).

Fasciola hepatica bildet nun in schönster Weise das Bindeglied zwischen den Fällen mit vorhergegangener Reduktion der Chromosome und dem von Goldschmidt geschilderten Primärtypus. Bei *Fasciola hepatica* kann die Chromosomenkonjugation eintreten, ist dann aber oft nur sehr locker, sie kann aber auch unterbleiben und stimmt dann im Grundprinzip mit dem Primärtypus, wie ihn Goldschmidt für *Zoogonus mirus* aufstellte, überein.

Versuchen wir nun, uns über den Bau und somit auch die Teilungsart der konjugierten Chromosome, die in die I. Reifeteilung eintreten, Klarheit zu verschaffen, so bietet uns den einzigen Anhalt die in Fig. 25 dargestellte Tetrade. Die in der I. Reifeteilung auftretenden Chromosomenformen sind jedoch zum Teil nur schwer auf sie zurückzuführen, wenigstens muß man sich die Reifungschromosome in verschiedenster Weise geknickt und gedreht denken, um einen gleichartigen Reduktionstypus und zwar eine Präreduktion herauszubekommen, denn eine Präreduktion muß ich gleich Grégoire für die Reifeteilungen annehmen und zwar aus folgendem Grunde: Bei den Ovocyten, bei denen in die Spindel der I. Reifeteilung die Normalzahl der Chromosome eingeht, also eine Kon-

[1]) Herr Dr. Gläser aus dem hiesigen Institute hatte die Freundlichkeit, mir nach Fertigstellung der vorliegenden Arbeit einige Präparate einer Amöben-Reifeteilung zu zeigen, deren Genese in bezug auf das Zahlenverhältnis der Chromosome ganz analog der Reifeteilung von *F. hepatica* verläuft. Es bildet sich auch dort zuerst ein deutliches Spirem, das sich in die reduzierte Zahl Chromosome auflöst. Aus diesen gehen dann scharfumrissene Chromosome in der Normalzahl hervor, die einen deutlichen Spalt aufweisen. Bevor diese Chromosome jedoch in die Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung eingehen, wird ihre Zahl wieder auf die Hälfte reduziert, die beiden Reifeteilungen zeigen somit die reduzierte Zahl.

jugation unterblieben ist, werden, da in der II. Reifeteilung die reduzierte Zahl erscheint, in der I. Teilung ganze Chromosome eliminiert. Wir haben hier also bestimmt eine Präreduktion vorliegen. Da nun zwischen diesem Primärtypus und dem vollendeten Konjugationstypus, wie ich gezeigt zu haben glaube, kein prinzipieller Unterschied besteht, sondern sich eine kontinuierliche Übergangsreihe findet, so muß auch bei den konjugierten Chromosomen eine Präreduktion stattfinden, d. h. sie müssen dem Konjugationsspalt, also dem Querspalt nach, geteilt werden. Von diesem Standpunkt aus wollen wir einige der vorkommenden Konjugationstypen zu erklären suchen.

Fig. 35a. Der Längsspalt ist verschwunden, die konjugierten Chromosome haben eine derartig gedrungene Form angenommen, daß ihre Quer- und Längsachse vertauscht ist. Der vorhandene Spalt ist der Querspalt, das Chromosomenpaar wird also an dieser Stelle getrennt.

Fig. 36a u. b. Das Chromosomenpaar ist dem Querspalt nach eingeknickt (a) und wird an den freien Enden auseinandergezogen (b). Der Längsspalt ist nicht zu sehen.

Fig. 40a. Durch die stattgehabte Knickung sind die beiden Konjuganten bereits an ihrem Querspalt gelöst, jedes Chromosom wird zu dem entsprechenden Pol hinübergezogen. Der Längsspalt ist nicht zu sehen.

Fig. 37. Die meisten Formen sind nach Quer- oder Längsspalt nicht mehr zu orientieren.

Fig. 42 *T*. Die Längshälften klaffen an den dem Querspalt zugewandten Enden auseinander, und hier geht auch die Lostrennung vor sich. Wir finden also hier den Längsspalt in der I. Anaphase schon ausgebildet, wie es bei dem Primärtypus in Fig. 49 durchweg der Fall ist.

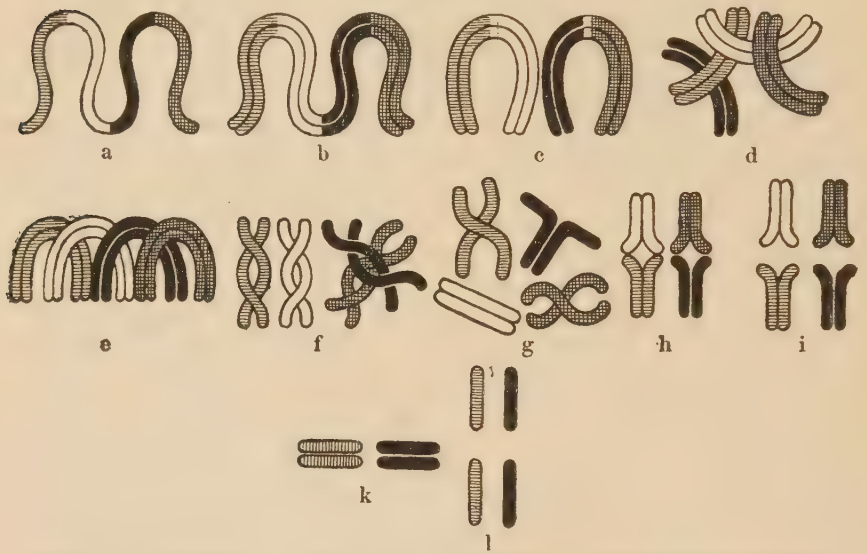
Das Chromosom *T* der Fig. 42 stimmt in seiner Form durchaus mit dem Grégoireschen Modus der Kreuztetrade überein, trotzdem sahen wir, daß es seiner Entstehung nach mit diesem Typus nichts gemein hat.

Wir haben es also bei *Fasciola hepatica* mit Reifeteilungen zu tun, von denen die erste eine Reduktions-, die zweite eine Äquationsteilung ist. Den Reifeteilungen geht eine zweimalige metasyndetische Pseudoreduktion voraus, von denen die erste im Laufe der Entwicklung aufgehoben wird, die zweite erst spät in der I. Prophase einsetzt. Die konjugierten Chromosome sind ihrem Aufbau nach längsgespalten. Der Längsspalt, gemäß dem die II. Reifeteilung verläuft, tritt mitunter schon in der I. Metaphase in Erscheinung.

Der Klarheit halber ist es vielleicht angebracht, wenn ich zum Schluß das Grégoiresche heterohomöotypische Teilungsschema für Tetraden, dem bei *Fasciola hepatica* auftretenden Teilungsmodus gegenüber stelle.

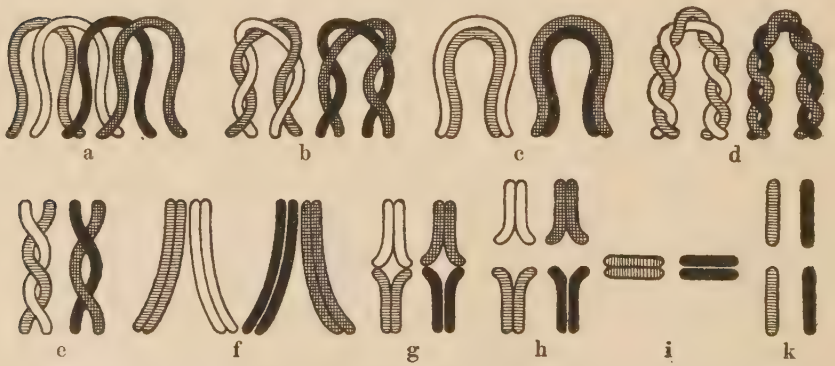
Das Schema zeigt, daß, obgleich nach den beiden Auffassungen der Entwicklungslauf der Chromosome ein ganz verschiedener ist, das Resultat dennoch das gleiche bleiben kann.

Textfig. 1.



Schema der Reifeteilungen bei *F. hepatica*. (Der »Primärtypus« ist hierbei nicht berücksichtigt.) *a*) Einfaches Leptotänstadium der Synapsis. *b*) Auftreten des Längsspaltes. *c*) Pachytänstadium, Pseudoreduktion. *d*) Querteilung der Pachytänschleifen. *e*) Orientierung der diploiden Schleifen zum II. Bukett. *f*) Strepsitänstadium. *g*) Diploide zweiästige Prophasenchromosome. *h*) »Stäbchentetraden«, Pseudoreduktion. *i*) I. Reifeteilung, reduktionell. *k l*) II. Reifeteilung, äquationell.

Textfig. 2.



Schema der Reifeteilungen nach Grégoire.
a) Leptotänstadium. *b*) Leptotäne parasyndetische Zygotänie, pseudoreduktionell. *c*) Pachytänschleifen. *d*) Beginn des Strepsitänstadiums. *e*) Strepsitänstadium. *f*) Auseinanderweichen der parasyndetischen Schleifen mit ihrem einen Ende; Auftreten eines neuen Längsspaltes. *g*) »Kreuztetrade«. *h*) I. Reifeteilung, reduktionell. *i k*) II. Reifeteilung, äquationell.

Die Strahlungsfigur und die Centrosomenbewegung in der frühen I. Prophase.

In der frühen Prophase noch vor Auflösung der Kernmembran kommt es zur Ausbildung einer doppelpoligen Strahlung, welche die Kernblase zwischen sich nimmt, aber nicht in den Kern eindringt, solange noch die Membran erhalten ist. Später bei Auflösung der Kernmembran nähern sich die beiden Centrosome wieder, und ohne daß es zur Teilung der Ovocyte gekommen wäre, verschmelzen sie miteinander. So entsteht der Monaster der I. Reifeteilung.

Wir haben es bei diesem Vorgange vermutlich mit einer unterdrückten Zellteilung zu tun und kommen somit zu dem Facit, daß während der Eientwicklung von *Fasciola hepatica* dreimal eine Ovocytenteilung versucht, aber wieder rückgängig gemacht wird. Das erste Mal mit Auftreten des Längsspaltes in der Synapsis, das zweite Mal bei der Querspaltung der Pachytänschleifen und nun das dritte Mal hier kurz vor der ersten Reifeteilung. Bei den beiden ersten Teilungsversuchen kommt es zu keiner achromatischen Teilungsfigur, dagegen tritt bei dem letzten Versuch eine wohlausgebildete Doppelstrahlung auf.

Es bleibt nun die Frage, welches ist die Ursache, daß hier die Zellteilung nicht durchgeführt wird. Hierfür kommen vor allem zwei Möglichkeiten in Betracht: entweder die herrschende Kernplasmaspannung war der Teilung so ungünstig, daß diese nicht vollzogen werden konnte, oder der Zellteilungsapparat gelangte nicht richtig zur Entwicklung, vielleicht ebenfalls unter dem Druck der ungünstigen Kernplasmaspannung.

Die gestörte Kernplasmarelation, ein Begriff, der von R. Hertwig hauptsächlich auf Grund seiner Protozoenstudien in die Cytologie eingeführt worden ist, setzt aber voraus, daß sich die Zelle in Depression befindet, ein Zustand, der durch allzu häufige Teilungen oder durch allzu starkes Funktionieren des Kernes, z. B. durch Überernährung, herbeigeführt werden kann. Dabei brauchen wir in der Depression keinen krankhaften Schwächezustand zu erblicken, sondern nur eine Gleichgewichtsschwankung zwischen Kern und Plasma, hervorgerufen durch außergewöhnlich intensive Tätigkeit des Kernes.

Über die Zahl der durchlaufenen Teilungen der Ovogonien kann ich, wie schon ausgeführt, keine Angaben machen, ebenso konnte ich einige als Anzeichen der Depression gedeutete Erscheinungen, wie das Ausstoßen von Chromidien während des Pachytänstadiums nicht feststellen. Niemals sah ich Teile der Chromatinschleifen, wie es z. B. Popoff (07), Moroff (09), Jörgensen (10) und andre sehr deutlich beobachteten,

aus dem Kern in das Protoplasma übertreten. Das Plasma der jungen Ovocyten behält vielmehr ganz seine alte Struktur bei, außer den sich schwach färbenden Fäden, die schon von Anfang an in dem Urkeimzellenplasma enthalten sind, bemerkt man keinerlei Einschlüsse.

Als ein Zeichen des Depressionszustandes könnte man dagegen das mitunter vorkommende Degenerieren von Ovocyten betrachten, das zu Beginn des Wachstumsstadiums auftritt und dann eben vor allem die drei gescheiterten Teilungsversuche im Laufe der Entwicklung. Im übrigen läßt sich von dieser Seite aus keine entscheidende Stellung zu der Frage nehmen, ob sich die weibliche Keimzelle im Zustand der Depression befindet, eine Annahme, zu der auch Hertwig in erster Linie auf Grund vergleichender theoretischer Überlegungen kam und nicht nur durch morphologische Studien über die Eizelle. Wir wollen uns daher einmal seine Anschauungen zu eigen machen und mit ihnen zu operieren versuchen, zumal es infolge der gestielten Form der jungen Ovocyten nicht gelang, vergleichende Kernplasmamessungen vorzunehmen, die für die Beurteilung der Frage von wesentlichem Vorteil gewesen wären.

Sucht man nun nach morphologischen Veränderungen zwischen der ausgewachsenen Eizelle mit unterdrückter Teilung und der Eizelle in der Reifeteilung, so fällt vor allem das vollständige Verschwinden der Plasmaeinschlüsse vor Beginn der Reifeteilung auf. Popoff (08) war es, der zuerst den »Dotter« als Folge der Depression ansah, indem er sich vorstellte, daß das Plasma durch die Überanspruchnahme von seiten des Kernes schließlich nicht mehr imstande ist, von außen aufgenommene Stoffe zu assimilieren und sie daher auf einer niederen synthetischen Stufe, nämlich als »Dotter« im Plasma aufspeichert. Mich dieser Meinung besonders bei Eiern mit ausgesprochener Dotterbildung anzuschließen, vermag ich nicht; trotzdem halte ich diese Erklärungsweise für die sich hier bei *Fasciola hepatica* abspielenden Prozesse sehr wohl annehmbar, denn wenn ich mich auch des Ausdrucks »Dotterkugeln« vorher bei meinem Objekt bediente, so lag es mir doch vollständig fern, damit irgendetwas über die Synthese dieser Körper aussagen zu wollen, werfen wir ja unter der Bezeichnung »Dotter« zweifellos die heterogensten Dinge zusammen, nur weil wir nicht imstande sind, die verschiedenen Plasmaeinschlüsse ihrem Aufbau und Ursprung nach exakt zu charakterisieren. Es scheint daher nicht ausgeschlossen, daß derartige Einschlüsse mit dem Dotter, wie wir ihn bei Arthropoden, Amphibien usw. antreffen, gar nichts zu tun haben. Es mag sich daher hier um irgendwelche abgelagerten Substanzen handeln, für die den ganzen Vorgängen nach die Popoffsche Erklärung sehr gut paßt, denn die Dotterkörner

tauchen während der starken Kernfunktion im Wachstumsstadium zuerst auf, bleiben dann bis kurz vor Beginn der I. Reifeteilung in der Ovocyte liegen, während welcher Zeit ihre Masse mehr und mehr reduziert wird, und erst nachdem sie vollständig verschwunden sind, setzen die Reifeteilungen ein. Der vorhergehende mißglückte Teilungsversuch fällt noch in die Zeit ihrer Anwesenheit, also bevor die Kernplasmaspannung auf ihre Norm reguliert war.

Bei dieser Regulation mögen nun zum Teil intracelluläre Vorgänge maßgebend sein, zum Teil mag aber auch das Spermatozoon dafür verantwortlich gemacht werden und eventuell sogar sein Entwicklungsanreiz mit darin bedingt sein, daß es bedeutend an Größe zunimmt, sobald es einmal in das Ei eingedrungen ist. Es nimmt während seines Wachstums sicher irgendwelche Stoffe aus dem Protoplasma der Ovocyte in sich auf und ändert somit den Tonus der Eizelle, ihr gleichzeitig die Möglichkeit gebend, die Reifeteilungen durchzuführen. Welches freilich die Stoffe sind, die es an sich reißt, darüber können wir nichts Bestimmtes aussagen, aber wenn man das dünne Spermatozoon der Fig. 29 mit dem großen, intensiv gefärbten Spermakern der Fig. 32 vergleicht, so darf man wohl daraus schließen, daß das Spermatozoon nicht nur Wasser, sondern auch Nährsubstanzen in sich aufgenommen hat, die eventuell vorher die Kernplasmarelation ungünstig beeinflußten und somit die Teilung verhinderten. Für eine derartige Substanzentnahme aus dem umliegenden Plasma sprechen auch Bilder, bei denen der noch langgestreckte Spermakern von einer Zone helleren Plasmas umgeben war. Der Entwicklungsanreiz des Spermatozoons läge also in der Veränderung, die es durch sein Wachstum im Tonus der Ovocyte hervorruft.

Doch noch weitere Einblicke gestattet die hier in der Prophase beobachtete unterdrückte Zellteilung. Sie gibt uns nämlich eine Erklärung für die so häufig vorkommende Verklumpung der Chromosome kurz vor Übergang in die I. Reifeteilung. Sobald die Centrosome nach dem mißglückten Teilungsversuch ihre Polstellung wieder aufgeben und sich einander nähern, klappen auch die vorher gespreizten Schenkel der Chromosome (Fig. 22—24 u. 29) mit Aufhören der Teilungsspannung wieder zusammen. Ihre Arme werden schlaff, ihre Form metabolisch, kurz, sie schicken sich an, einen Ruhekern zu bilden, d. h. sie verbacken zu einem oder mehreren Klumpen. In der Tat besteht eine gewisse Ähnlichkeit in der Chromatinfigur zwischen der Telophase einer Ovogonienteilung (Fig. 4) und den hier gebildeten Chromatinklumpen. Das Verbacken der Chromosome wäre also das Resultat des Versuchs, den Ruhekern nach der mißglückten Teilung wieder herzustellen. Aber noch ehe die weitere Auf-

lösung der Chromosome vor sich gehen kann, tritt wiederum der Teilungsapparat in Funktion und isoliert die inzwischen ins freie Plasma übergetretenen Chromosome, die nun die Reifeteilungen durchmachen.

Bonnevie (09), die erst kürzlich auf dieses Verhalten der Reifungschromosome, das bei einigen Objekten in schwachem Maße auch noch bei den späteren Teilungen anhält, aufmerksam gemacht hat, erklärt es freilich für ein allgemeines Charakteristikum des heterotypischen Teilungsmodus. Sie sagt: »Diese heterotypischen Charaktere geben sich wesentlich in drei Veränderungen im Verhalten der Chromosome Ausdruck, nämlich in 1. einer Konsistenzveränderung mit Neigung zur Agglutination und Verringerung der Elastizität der Chromosome, 2. einer Tendenz zur verfrühten Teilung und 3. einer Steigerung der auch sonst während der Prophase wirksamen spreizenden Kräfte der Chromosome.« Hier in unserm Fall wird es uns sofort klar, was diese heterotypischen Charaktere bedingt, daß sie nämlich lediglich eine Folgeerscheinung des mißglückten Teilungsversuchs der Ovocyte sind.

Es bleibt uns nun noch übrig, den zweiten Faktor zu untersuchen, der eventuell für den mißglückten Teilungsversuch verantwortlich zu machen wäre, nämlich den Diaster. Ich will gleich vorweg nehmen, daß ich in seinem Bau keinen prinzipiellen Unterschied gegenüber dem späteren Reifungsdiaster fand. Freilich entbehrt er vollständig einer Centralspindel und Zugfasern, aber die erstere ist auch in den Reifeteilungen nicht sichtbar und selbst die Zugfasern, die ja in ihrer Gesamtheit eine Spindel formen, lassen sich nur selten nachweisen (Fig. 37 u. 43). Sie kommen eben im ersten Falle nicht zur Ausbildung, da die Kernmembran noch intakt ist, und die Chromosome deshalb mit der achromatischen Teilungsfigur noch nicht in Verbindung treten.

Der plausibelste Grund für das Scheitern des Teilungsversuchs liegt auch hier in der Annahme einer Depression. Die inneren Spannungsverhältnisse sind noch so ungünstig, daß die Teilung nicht zur Ausführung gelangt, obgleich der achromatische Teilungsapparat durchaus den an ihn zu stellenden Ansprüchen genügt, denn er zeigt die gleiche Stufe der Ausbildung wie der Diaster der Reifeteilungen.

Bonnevie (10) beleuchtet in ihrer letzten Arbeit ähnliche Strahlungserscheinungen, die trotz ihrer Duplizität nicht zur Zellteilung führten (M. Boveri, 01). Sie sucht den Grund in der getrennten Entstehungsweise solcher Sphären, die ihnen nicht ermöglicht, durch eine Centralspindel in Verbindung und somit in Tätigkeit zu treten. Die vorkommenden Bewegungen schreibt sie in Übereinstimmung mit M. Boveri (01) dem Umstande zu, daß die nicht durch eine Spindel aneinander ge-

koppelten Astrosphären ihre »Gleichgewichtslage« in der Zelle einnehmen müssen.

Über den Ort und die Art der Entstehung der Centrosome konnte ich nichts Sicheres feststellen, dagegen muß ich in meinem Falle die Erklärung der Centrosomenwanderung als Einnahme der Gleichgewichtslage ablehnen; dafür ist die Centrosomenbewegung hier eine viel zu rhythmische und komplizierte. Überhaupt dürfte es schwer sein, die nicht durch eine Spindel bedingte bipolare Gegenüberstellung zweier Centrosome aus den Gleichgewichtsverhältnissen der Zelle erklären zu wollen, solange man keine sich abstoßenden oder sich anziehenden elektro-magnetischen Kräfte mit den Centrosomen als Kraftcentrum annimmt, wie es Hartog, Lillie, Gallardo usw. tun. Aber andernteils reichen auch diese elektro-magnetischen Kräfte zur Erklärung der hier sich abspielenden Prozesse nicht aus, wir müßten denn das Vorzeichen eines der Centrosome in einem gegebenen Moment umkehren, damit die Centrosome, die sich bis jetzt abgestoßen haben, sich nun wieder anziehen; eine Annahme, die doch etwas sehr gewagt scheint.

Die Rhumblerschen Betrachtungen (03), die sich überdies mit spindeltragenden Astrosphären beschäftigen, lassen sich für die hier auftretenden Bewegungen auch nicht verwerten, denn sie erklären in keiner Weise die Wiederannäherung der Sphären unter vollkommener Erhaltung der Strahlungsfigur, wie sie in Fig. 29—32 vorliegt. Nimmt man an, daß aus irgendeinem Grunde die Attraktionsfähigkeit des Centrosoms zum Schwinden kommt, so muß das hier verdichtete »Hyaloplasma« zurückebben, und infolge der herrschenden »Longitudinalspannung« werden die aus ihrer Anfangslage gedrängten Centrosome wieder einander genähert. Falls sie nun durch Teilung eines einzigen hervorgegangen sind, könnten sie eventuell wieder vollständig verschmelzen, gleichzeitig müßte aber mit der kontinuierlichen Annäherung eine entsprechende Reduktion der Strahlungserscheinung und der Centrosommasse Hand in Hand gehen, was aber hier keineswegs der Fall ist. Die Astrosphären behalten im großen und ganzen in allen Lagen bis zur Wiederbildung des Monasters ihre Ausdehnung bei — soweit sie sich nicht gegenseitig beschränken. Die Rhumblersche Erklärungsweise reicht also für die Centrosomenbewegung unseres Falles nicht aus.

Bonnevie (10) läßt sich die Centrosome durch Bildung der Centralspindel auseinander schieben, aber diese Möglichkeit fällt hier mit Fehlen der Spindel weg, außerdem wäre diese Bewegungsart für das Herumwandern der beiden Centrosome um den Kern in der ersten Phase der Trennung und vor der Wiedervereinigung nicht annehmbar. Wir stoßen

eben überall auf Schwierigkeiten und Widersprüche, die uns vorerst ohne die weitgehendsten Hypothesen noch keine hinreichende Erklärung der Vorgänge erlauben, wenn wir nicht die alte Heidenhainsche Anschauung akzeptieren, daß das Centrosom eben ein Organ der Zelle ist und somit als solches nach Möglichkeit der Zelle erhalten bleibt. Ist also der Teilungsversuch mißglückt und daher die Verteilung der beiden Tochtercentrosome auf zwei Tochterzellen nicht ausführbar, so verschmelzen die Tochtercentrosome wieder zu dem Ausgangscentrosom der ungeteilten Ovocyte. Wir dürfen deshalb in diesem Prozeß nicht eine Centrosomenkonjugation in dem Sinne erblicken, wie es Fol (91) in seiner »Quadrille des centres« für das Seeigelei behauptete, sondern lediglich eine Rückbildung aller durch den Teilungsversuch hervorgerufenen Phänomene. Bei dieser teleologischen Interpretierung müssen wir uns freilich darüber klar bleiben, daß wir hiermit auf eine Erklärung der mechanischen Vorgänge verzichten.

Literaturverzeichnis.

Baltzer. Über mehrpolige Mitosen bei Seeigeleiern. Verh. phys. med. Ges. Würzburg. Bd. XXXIX. N. F. 1908.

Bonnevie, K. Chromosomenstudien. II. Arch. f. Zellf. Bd. II. 1909.

—— Über die Rolle der Centralspindel während der indirekten Zellteilung. Ebd. Bd. V. 1910.

Boveri, M. Über Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung. Jen. Zeitschr. Bd. XXXVII. 1903.

Boveri, Th. Zellenstudien. Heft II. Jena 1888.

—— Zellenstudien. Heft III. Jena 1890.

—— Zellenstudien. Heft IV. Jena 1900.

—— Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. phys. med. Ges. Würzburg. Bd. XXXV. N. F. 1902.

—— Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.

Braun, Trematoden. In: Bronn, Klass. u. Ord. d. Tiere. 1879—93.

—— Tierische Parasiten des Menschen. Würzburg 1908.

Calkins, G. N. The Spermatogenesis of Lumbricus. Journ. of Morph. Vol. XI. 1895.

Dingler, M. Über die Spermatogenese des Dicrocoelium lanceatum. Arch. f. Zellf. Bd. IV. 1910.

Enriques, P. La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistk. Bd. IX. 1907.

Fick, R. Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebnisse d. Anat. u. Entw. Bd. XVI. 1906.

Flemming, W. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.

Fol, H. Le Quadrille des Centres. Arch. des Sc. Phys. et Nat. Vol. XXV. 1891.

Gallardo, A. La division de la cellule, phénomène bipolaire de caractère électrocolloidal. Arch. f. Entw. Mech. Bd. XXVIII. 1909.

Glaesner, L. Zur Embryonalentwicklung von Amphistomum subclavatum. Zool. Anz. Bd. XXXV. 1910.

Goldschmidt, R. Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung, und Zellteilung bei Polystomum integerrimum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXI. 1902.

—— Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXI. 1905.

—— Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoelium lanceatum. Arch. f. Zellf. Bd. I. 1908.

—— Die Chromatinreifung der Geschlechtszellen des Zoogonus mirus Lss. und der Primärtypus der Reduktion. Arch. f. Zellf. Bd. II. 1909.

—— Eischale, Schalendrüse und Dotterzellen der Trematoden. Zool. Anz. Bd. XXXIV. 1909.

Grégoire, V. Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. La Cellule. Tom. XXII. 1905.

—— La réduction dans le Zoogonus mirus Lss. et le »Primärtypus«. Ibid. Tom. XXV. 1909.

—— Les cinèses de maturation dans les deux règnes. Ibid. Tom. XXVI. 1910.

Grégoire, V. et Deton. Contribution à l'étude de la spermatogénèse dans l'Ophryotrocha puerilis. La Cellule Tom. XXIII. 1906.

Gross, J. Die Spermatogenese von Syromastes marginatus. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XX. 1904.

Günther. Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XIX. 1903.

Gurwitsch. Morphologie und Biologie der Zelle. 1904.

Häcker, V. Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre. Jena 1899.

—— Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. d. Zool. Bd. I. 1909.

Halkin, H. Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du Polystomum integerrimum. Arch. de Biol. Tom. XVIII. 1902.

Henneguy, Sur la formation de l'œuf, la maturation et la fécondation de l'ovocyte chez le Distomum hepaticum. C. R. Acad. de. S. 1902.

—— Recherches sur le mode de formation de l'œuf ectolécithe du Distomum hepaticum. Arch. d'Anat. Micr. Tom. IX. F. 1. 1906.

Hertwig, R. Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschr. f. Gegenbaur. Leipzig 1896.

—— Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellf. Bd. I. 1908.

Jansens, F. A. La Théorie de la Chiasmatypie. La Cellule. Tom. XXV.

Jörgensen. Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von Proteus anguineus. Festschrift für R. Hertwig. 1910.

Korschelt, E. Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LX. 1895.

Korschelt und Heider. Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. Jena 1902.

Leuckart, R. Die Parasiten des Menschen. Leipzig 1879—1901.

Meves, Fr. Über eigentümliche mitotische Prozesse in jungen Ovocyten von Salamandra maculosa. Anat. Anz. Bd. X. 1895.

Morgan, T. H. Further Studies on the Action of Salt-Solutions and of other Agents on the Edgs of Arbacia. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. X. 1900.

Moroff, Th. Ovogenetische Studien. I. Copepoden. Arch. f. Zellf. Bd. II. 1909.

Mrazek. Über abnorme Mitosen im Hoden von Astacus. Sitz.-Ber. d. k. böhm. Ges. d. Wiss. 1901.

Oettinger, R. Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Myriopoden. Samenreifung und Samenbildung bei Pachyiulus varians Fabre. Arch. f. Zellf. Bd. III. 1909.

Ortmann, W. Zur Embryonalentwicklung des Leberegels (Fasciola hepatica). Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXVI. 1908.

Popoff, M. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. LXX. 1907.

—— Die Gametenbildung und die Konjugation von Carchesium polypinum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXIX. 1908.

—— Über das Vorhandensein von Tetradenchromosomen in den Leberzellen von Paludina vivipara. Biol. Centralbl. Bd. XXVIII. 1908.

—— Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.

Prandtl, H. Die Konjugation von Didinium nasutum. Arch. f. Protistenk. Bd. VII. 1906.

Rhumbler. Mechanische Erklärung der Ähnlichkeit zwischen magnetischen Kraftliniensystemen und Zellteilungsfiguren. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVI. 1903.

Rückert, J. Zur Entwicklung des Ovarialeies bei Selachiereiern. Anat. Anz. Bd. VII. 1892.

—— Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Erg. der Anat. und Entw. Bd. III. 1893.

—— Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte. 1. Abtlg. Bd. IV. 1894.

Schauinsland, H. Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden. Jen. Zeitschr. Bd. XVI. 1882.

Schleip, W. Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Planaria gonocephala. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXIII. 1907.

—— Die Samenreifung bei den Planarien. Ebd. Bd. XXIV. 1907.

Schneider, A. und K. E. Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I und II. Arch. de. Biol. Tom. XXII. 1905.

—— Dasselbe. III. Anat. Anz. Bd. XXIX. 1906.

Schubmann, W. Über die Eibildung und Embryonalentwicklung von Fasciola hepatica L. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXI. 1905.

Selenka, E. Über eine eigentümliche Art der Kernmetamorphose. Biol. Centralbl. Bd. I. 1881—82.

Sommer. Die Anatomie des Leberegels Distomum hepaticum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIV. 1880.

Teichmann, E. Über die Beziehung zwischen Astrosphären und Furchen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XVI. 1903.

Wilson, E. The Cell in Development und Inheritance. New-York 1896.

—— Experimental Studies in Cytology. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XII. 1901.

Tafelerklärungen.

Alle Figuren sind auf Objekttischhöhe mit Zeiss 2 mm Apochromat und Compensationsocular 18 entworfen. Vergr. 2250.

Abkürzungen.

D = Dotterkugeln; N = Nucleolus; R = Richtungskörper; Sp = Spermatozoen, Spermakern.

Tafel XXIV.

In Fig. 1—16 sind nur die Zellkerne dargestellt.

Fig. 1—4. Ovogonien.

Fig. 1. Ruhende Ovogonienkerne.

Fig. 2. Ovogonie in Teilung. Metaphase.

Fig. 3a u. b. Schnitte durch einen Ovogonienkern. Späte Metaphase.

Fig. 4. Ovogonie in Teilung. Telophase.

Fig. 5—16. Junge Ovocyten.

Fig. 5 u. 6. Frühes Synapsisstadium.

Fig. 7 u. 8. Älteres Synapsisstadium. Die freien Schleifen lassen die Duplizität des Fadens erkennen.

Fig. 9 u. 10. Auflockerung des Knäuels.

Fig. 11 u. 12. Erstes Bukettstadium mit reduzierter Schleifenzahl.

Fig. 13. Querteilung und Neugruppierung der Schleifen.

Fig. 14. Zweites Bukettstadium. Schleifen in der Normalzahl.

Fig. 15. Auflösung des zweiten Buketts.

Fig. 16. »Strepsinema«.

Fig. 17. Ovocyte des Wachstumsstadiums.

Fig. 18—26. Chromatinstrukturen und Dotterkugeln der frühen Phase der ersten Reifeteilung.

Fig. 18. Die Chromosomenspalthälften, noch sehr chromatinarm, sind regellos im Kern verstreut.

Fig. 19—21. Der Chromatingehalt nimmt zu, die Chromosomenhälften gruppieren sich paarweise.

Fig. 22—24. Ovocyten mit je zwölf Chromosomen.

Fig. 25. Konjugation der Chromosome (ein Teil verklumpt). T = Tetrade.

Fig. 26. Pseudoreduktion.

(Der Nucleolus der Fig. 22—26 ist auf den Präparaten genau so intensiv schwarz wie die Chromosome gefärbt.)

Tafel XXV.

Fig. 27—32. Centrosomenbewegung der frühen Prophase bis zur Auflösung der Kernmembran. (Die Chromatinstrukturen sind weniger gut erhalten.)

Fig. 27. Erstes Auftreten des Centrosoms im Ruhekern der Ovocyte.

Fig. 28. Die Centrosome beginnen auseinander zu rücken.

Fig. 29. Centrosome in Pollage.

Fig. 30—31. Die Centrosome nähern sich wieder.

Fig. 32. Die Wiederherstellung des Monasters mit Diplosomenpaar kurz nach Auflösung der Kernmembran.

Fig. 33—49. Erste Reifeteilung.

Fig. 33—35. Prophasen mit Chromosomen in der reduzierten Zahl. Monasterstadium.

Fig. 36—38. Metaphasen der simultanen Teilung.

Fig. 37b. Die bis auf Nr. 6 eben geteilten Chromosome der Fig. 37a nochmals nebeneinander gezeichnet.

Fig. 38. Metaphase in Polaufsicht. (Die Chromosome haben sich bereits geteilt.)

Fig. 39—43. Successive Teilung.

Fig. 39. Eins der sechs Chromosome hat sich bereits geteilt. Gesamtzahl 7.

Fig. 40a u. b. Drei der sechs Chromosome haben sich geteilt, Gesamtzahl 9.

Fig. 41. Vier der sechs Chromosome haben sich geteilt, Gesamtzahl 10.

Fig. 42. Schnitt mit etwa elf Chromosomen (zwei liegen im nächsten Schnitt und sind hier weggelassen). T = Chromosom in Tetradenform.

Fig. 43. Ovocyte zur Veranschaulichung der verschiedenen Teilungsfolge.

Fig. 44a u. b. Anaphase der ersten Reifeteilung.

Tafel XXVI.

Fig. 45a u. b. Anaphase der ersten Reifeteilung.

Fig. 46—49. Reifeteilung der Ovocyten mit Chromosomen in der Normalzahl.

Fig. 46—48. Prophasen. Monasterstadium.

Fig. 49. Anaphase.

Fig. 50—53. Zweite Reifeteilung.

Fig. 50 u. 51. Prophase. Das Chromatin des ersten Richtungskörpers liegt noch in der Ovocyte.

Fig. 52 u. 53. Anaphase. Der erste Richtungskörper (RI) ist ausgestoßen. Das Chromatin des zweiten Richtungskörpers ($R\,II$) liegt noch in der Ovocyte.

Fig. 54—56. Bildung der Richtungskörper.

Fig. 57. Vorkernstadium. Der eine Vorkern zeigt sechs Chromosomenanlagen.

Lebenslauf.

Als Sohn des Rentners Wilhelm Schellenberg wurde ich am 24. November 1882 zu Wiesbaden geboren, woselbst ich das Königl. Realgymnasium besuchte. Nach Ablegung der Maturitätsprüfung war ich 3 Jahre in Hamburg und London als Kaufmann tätig. 1905/06 genügte ich meiner Dienstpflicht und wandte mich darauf dem Studium der Zoologie zu. Ich besuchte die Universitäten Freiburg i. B. und München.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.